

SÉRIE A, N° 3697
N° D'ORDRE : 4548

THÈSES

PRESENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES NATURELLES

PAR

Geneviève LUTAUD.

1^{re} THESE :

« CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU BOURGEONNEMENT
ET DE LA CROISSANCE DES COLONIES
CHEZ *Membranipora membranacea* (LINNÉ),
BRYOZOAIRE CHILOSTOME ».

2^e THESE :

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le **1-12-1961** devant la Commission d'examen.

MM. PRENANT, *Président*;

TEISSIER }
DRACH } *Examineurs.*

SÉRIE A, N° 3697
N° D'ORDRE : 4548

THÈSES

PRESENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES NATURELLES

PAR

Geneviève LUTAUD.

1^{re} THÈSE :

« CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU BOURGEONNEMENT
ET DE LA CROISSANCE DES COLONIES
CHEZ *Membranipora membranacea* (LINNÉ),
BRYOZOAIRE CHILOSTOME ».

2^e THÈSE :

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

devant la Commission d'examen.

MM. PRENANT, *Président*;

TEISSIER }
DRACH } *Examineurs.*



Janvier 1961.

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

DOYEN : J. PERES.

PROFESSEURS.

G. JULIA.	T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
DE BROGLIE.	T Théories physiques.
PRENANT.	T Anatomie et Histologie comparées.
PERES.	T Mécanique des fluides et applications.
BOURCART.	T Géographie physique et Géologie dynamique.
PLANTEFOL.	T Botanique.
GRASSÉ.	T Evolution des êtres organisés.
PREVOST.	T Chimie organique.
BOULIGAND.	T Analyse appliquée à la Géométrie.
CHAUDRON.	T Chimie appliquée.
WYART.	T Minéralogie et Cristallographie.
TEISSIER.	T Zoologie.
MANGENOT.	T Biologie Vég. (Orsay).
AUGER.	T Physique quantique et Relativité.
MONNIER.	T Physiologie des Fonctions.
PIVETEAU.	T Paléontologie.
ROCARD.	T Physique (E.N.S.).
CARTAN.	T Mathématiques (E.N.S.).
LAFFITTE.	T Chimie Générale.
FAVARD.	T Géométrie supérieure.
COULOMB.	T Physique du Globe.
M ^{lle} COUSIN.	T Biologie.
CHRÉTIEN.	T Chimie minérale.
DRACH.	T Zoologie.
KASTLER.	T Physique (E.N.S.).
EPHRUSSI.	T Génétique.
RIVIÈRE.	T Géologie (Orsay).
GAUTHERET.	T Biologie (P.C.B.).
LUCAS, R.	T Recherches physiques.
THOMAS, A.	T Biologie cellulaire.
ARNULF.	T Optique appliquée.
MORAND.	T Physique Enseignement.
SOLEILLET.	T Physique (P.C.B.).
FORTIER.	T Mécanique expérimentale des Fluides.
DANJON.	T Astronomie.
PETIT.	T Biologie maritime.
QUENEY.	T Météorologie et dynam. atmosphérique.
GALLIEN.	T Embryologie.
EICHHORN.	T Biologie végétale (P.C.B.).
DE CUGNAC.	T Biologie végétale (S.P.C.N.).

M ^{lle} CAUCHOIS.	T Chimie physique.
THELLIER.	T Physique du Globe.
L'HÉRITIER.	T Biologie générale (Orsay).
GRIVET.	T Radioélectricité (Orsay).
PONCIN.	T Mécanique générale.
DUBREIL.	T Arithmétique et Théorie des Nombres.
QUELET.	T Chimie organique.
CAGNIARD.	T Géophysique appliquée.
CHAMPETIER.	T Chimie macromoléculaire.
CUVILLIER.	T Micropaléontologie.
JUNG.	T Pétrographie.
TRILLIAT.	T Microscopie et diffraction électronique.
WIEMANN.	T Chimie organique et struct.
JACQUINOT.	T Spectroscopie (Orsay).
VASSY.	T Physique de l'Atmosphère.
DESTOUCHES.	T Théories physiques.
PRUVOST.	T Géologie.
AMIEL.	T Chimie des Solides.
HOCART.	T Minéralogie et Cristallographie.
MATHIEU, J. P.	T Recherches physiques.
COUTEAUX.	T Biologie animale (P.C.B.).
MAY.	T Zoologie (Orsay).
CHOQUET.	T Théorie des Fonctions et Topologie.
FELDMANN.	T Biologie végétale (P.C.B.).
GUINIER.	T Physique des Solides (Orsay).
JOST.	T Physiologie comparée.
FORTET.	T Calcul des Probabilités.
SCHWARTZ.	T Calcul différentiel et intégral.
CHOUARD.	T Physiologie végétale.
MALAVARD.	T Aviation (Technique Aéronautique).
BRELOT.	T Calcul différentiel.
NORMANT.	T Synthèse organique générale.
BENARD.	T Chimie (E.N.S.C.P.).
BUVAT.	T Botanique (E.N.S.).
DUGUE.	T Statistiques mathématiques.
SOULAIRAC.	T Psychophysiologie.
ULRICH.	T Physiologie végétale (E.N.S.).
MARÉCHAL.	T Optique théorique et appliquée.
KIRRMANN.	T Théories chimiques.
CHADEFAUD.	T Botanique.
M ^{lle} LE BRETON.	T Physiologie.
SALEM.	T Mathématiques générales.
LELONG.	T Mathématiques générales.
DEVILLERS.	T Anatomie et Histologie comparées.
EHRESMANN.	T Topologie algébrique.
FRANÇON.	T Physique (S.P.C.N.).
GLANCEAUD.	T Géographie physique et Géologie dynam.

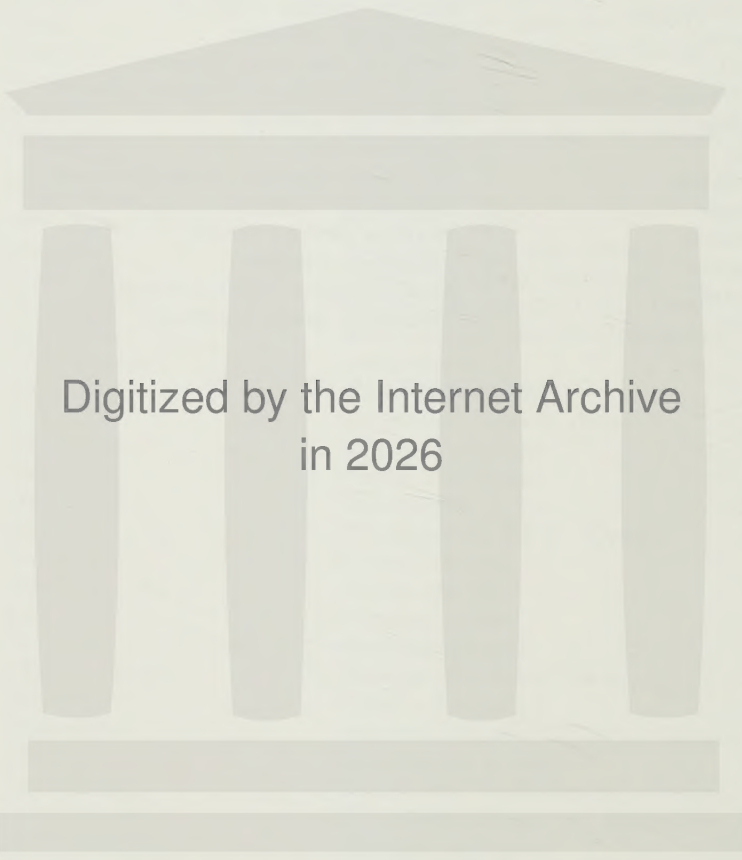
— III —

GODEMENT.	T Mathématiques (M.P.C.).
PISOT.	T Calcul des Probabilités.
ROCH.	T Géologie.
SCHATZMAN.	T Astrophysique.
TERMIER.	T Paléontologie stratigraphique.
ZAMANSKY.	T Mathématiques générales.
LENNUIER.	T Physique (P.C.B.).
RIZET.	T Génétique (Orsay).
ROUTHIER.	T Géologie appliquée.
M ^{me} TONNELAT.	T Relativité.
DIXMIER.	T Mathématiques (M.P.C.).
SOUCHAY.	T Chimie (P.C.B.).
AIGRAIN.	T Electrotechnique générale.
BRUSSET.	Chimie minérale.
LEVY, M.	T Physique théorique des hautes Energies (Orsay).
M ^{me} CHAIX.	T Chimie biologique.
M ^{me} HUREL-Py.	Biologie végétale (P.C.B.).
PIAUX.	T Chimie (S.P.C.N.).
BRUN.	T Mécanique expérimentale des Fluides.
LEDERER.	T Chimie biologique.
M ^{me} DUBREIL.	T Mathématiques (Agrég.).
M ^{me} LELONG.	T Mathématiques (E.N.S.).
BELLAIR.	T Géologie (S.P.C.N.).
COTTE.	T Physique (M.P.C.).
DUBOIS, J. E.	T Chimie (M.P.C.).
LAMOTTE.	T Zoologie (E.N.S.).
MICHEL, André.	T Chimie minérale (Orsay).
OLMER.	T Energétique générale.
ROVAULT.	T Physique.
GAUTHIER.	T Mécanique appliquée.
BARCHEWITZ.	T Chimie physique.
BROSSEL.	T Physique atomique.
BUSER.	Biologie animale (P.C.B.).
CAMUS.	Biologie végétale (P.C.B.).
CASTAING.	T Physique (Orsay).
CURIEN.	T Minéralogie et Cristallographie.
MOYSE.	T Physiologie végétale (Orsay).
PANNETIER.	T Chimie (Orsay).
POSSOMPES.	T Biologie animale (P.C.B.).
PULLMANN.	Chimie théorique.
TEILLAC.	T Physique nucl. et Radioactivité (Orsay).
TONNELAT.	Biologie physico-chimique.
VILLE.	T Econométrie.
WILLEMART.	Chimie (P.C.B.).
DODE.	T Chimie (Orsay).
FREYMANN.	T Physique (S.P.C.N.).

GUINOCHET.	T Biologie végétale (Orsay).
ROLLET.	T Chimie (P.C.B.).
M ^{lle} JOSIEN.	T Chimie (P.C.B.).
CHEVALLEY.	T Géométrie algébrique et Théorie des Groupes.
ARNOULT.	T Electronique (Orsay).
CHAPELLE.	T Physique (Orsay).
DELANGE.	T Mathématiques (Orsay).
DENY.	T Mathématiques générales (Orsay).
GERMAIN.	T Mécanique théorique des Fluides.
LUCAS, G.	T Géologie.
ALLARD.	T Chimie physique.
BERTHELOT.	T Physique fondamentale des Hautes Energies (Orsay).
BRICARD.	T Météorologie.
M ^{me} ALBE-FESSARD.	Psychophysiologie.
FRIEDEL.	Physique des Solides (Orsay).
JULIA, M.	Chimie organique structurale.
LENDER.	Biologie animale (S.P.C.N.) (Orsay).
MAGAT.	Physico-chimie des Rayonnements.
M ^{lle} QUINTIN.	T Electrochimie.
MONOD.	T Biochimie cellulaire.
BENOIT.	T Physiologie animale (Orsay).
DE POSSEL.	T Analyse numérique.
CHARLOT.	T Chimie analytique.
HAISSINSKY.	T Radiochimie.
LEMÉE.	T Physiologie B.M.P.V. (Orsay).
GUÉRIN.	T Chimie (Orsay).
CHATELET, M.	Chimie (P.C.B.).
JEAN.	Physique (Orsay).
MATTLER.	T Physique (Orsay).
MICHEL, Louis.	T Physique théorique (Orsay).
RUMPF.	Chimie (P.C.B.).
BERGERARD.	Biologie animale (S.P.C.N.) (Orsay).
BERTEIN.	Electronique (Orsay).
BOUSSIÈRES.	Chimie des Radioéléments (Orsay).
M ^{me} COUTURE.	Thermodynamique et Mécanique phys.
ELLENBERGER.	Géologie appliquée.
FRANC.	Biologie animale (P.C.B.).
SCHNELL.	Botanique tropicale (Orsay).
STOLKOWSKI.	Biologie animale (P.C.B.).
ACHER.	Chimie biologique (Orsay).
BAUDOIN.	Biologie.
BEAUMONT.	Biologie animale.
BLAMONT.	Géophysique Ionosphère.
BOURREAU.	Biologie végétale (S.P.C.N.) (Orsay).
CURIE, D.	Physique (M.G.P.).

DURAND-DELGA.	Géologie.
FRÉON.	Chimie organique (Orsay).
HELLER.	Physiologie végétale.
TORTRAT.	Calcul des Probabilités.
CAILLEUX.	Géologie (S.P.C.N.).
MAGNAN.	T Physique (P.C.B.).
DAUDEL.	Mécanique ondulatoire appliquée à la Chimie théorique et à la Physique nucl.
M ^{lle} FOURCROY.	Biologie végétale (S.P.C.N.).
BARRAUD.	Physiologie cellulaire.
NOIROT.	Evolution des Etres organisés.
M ^{me} FOURES-BRUHAT.	T Mécan. analytique et Mécan. céleste.
M ^{lle} VEIL.	Physiologie générale.
LWOFF.	T Microbiologie.
SIESTRUNCK.	T Mécanique physique et expérimentale.
LACOMBE.	T Métallurgie (Orsay).
BROCHARD.	T Physique (P.C.B.) (Orsay).
CABANNES.	T Mécanique générale.
LESIEUR.	T Mathématiques (M.P.C.) (Orsay).
MAZET.	Mécanique générale (Orsay).

Secrétaire Général : R. POULLAIN.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Contribution à l'étude
du bourgeonnement et de la croissance
des colonies
chez *Membranipora membranacea* (Linné),
Bryozoaire Chilostome

par

G. LUTAUD,

Attachée de Recherches au Centre National de la Recherche Scientifique
(Paris).

Laboratoire d'Anatomie et d'Histologie Comparées,
Faculté des Sciences de Paris.

SOMMAIRE.

HISTORIQUE	7
LA CROISSANCE DE <i>MEMBRANIPORA MEMBRANACEA</i> (LINNÉ) ..	9
LES <i>M. MEMBRANACEA</i> À ROSCOFF. HABITAT, GITES, CYCLE ANNUEL	13
TECHNIQUES	16

Première partie.

Etude histologique et vitale du bourgeon, de la différenciation de la paroi et de l'organogénèse.

I. LE BOURGEON	23
I. 1. L'ÉPITHÉLIUM. LES CELLULES PALISSADIQUES APICALES ...	24
I. 2. LE PERITONEUM	34
I. 2. 1. <i>La première couche du peritoneum</i> ...	34
I. 2. 2. <i>La deuxième couche du peritoneum. Formation des cellules vésiculaires</i>	35
I. 2. 3. <i>Les cellules à sphérules réfringentes</i> ...	40
I. 2. 4. <i>Discussion</i>	46
II. BOURGEONNEMENT ET ORGANISATION DES NOU- VELLES LOGES	47
II. 1. ORGANISATION DU SYSTÈME FUNICULAIRE ET DU RÉSEAU MÉSENCHYMATEUX PARIÉTAL	47
II. 1. 1. <i>Paroi basale</i>	48
II. 1. 2. <i>Paroi frontale</i> ...	48
II. 1. 3. <i>Formation des ramifications funiculaires</i> ...	49
II. 2. INDIVIDUALISATION DES LOGES. FORMATION DES CLOISONS TRANSVERSALES	50
II. 2. 1. <i>Etude cinématographique de la formation des nouvelles loges</i>	51
II. 2. 2. <i>Rapports morphogénétiques de l'ébauche poly- pidienne et de la cloison transversale</i>	52
II. 2. 3. <i>Fermeture de la cloison transversale et forma- tion des rosettes</i>	54
II. 3. LA FORMATION DES ROSETTES LATÉRALES	59
III. LA PAROI ET LE SYSTÈME FUNICULAIRE DU CYS- TIDE ADULTE	62
III. 1. LA PAROI DE LA ZOÉCIE ADULTE	62
III. 1. 1. <i>L'épithélium</i>	62
III. 1. 2. <i>Réseau mésenchymateux pariétal et plexus ner- veux</i>	63

III. 2. LE SYSTÈME FUNICULAIRE DE LA ZOÉCIE ADULTE. RELATIONS ENTRE POLYPIDE ET CYSTIDE. COMMUNICATIONS INTER-ZOÉCIALES	68
III. 2. 1. <i>Les funicules et leurs ramifications</i>	68
III. 2. 2. <i>Le canal périphérique</i>	72
III. 2. 3. <i>Structure des rosettes de la cloison transversale.</i>	76
III. 2. 4. <i>Déplacement des inclusions lipidiques dans les funicules</i>	78
III. 3. LE DIVERTICULE DE L'ENVELOPPE PÉRITONÉALE DU CAECUM.	79
IV. RESUME ET CONCLUSIONS DE LA PREMIERE PARTIE.	81

Deuxième partie.

Etude expérimentale et vitale de la croissance des colonies et du bourgeonnement.

I. RELATION ENTRE LA DIMENSION DES BOURGEONS ET LEUR CROISSANCE	87
II. LA PROGRESSION DU BOURGEON	97
II. 1. MARQUES COLORÉES	97
II. 2. RÉPARTITION DES MITOSES ÉPITHÉLIALES	101
II. 3. RÔLE DES CELLULES PALISSADIQUES APICALES DANS LA PROGRESSION DU BOURGEON	104
II. 4. CLOISONNEMENT LONGITUDINAL. BIPARTITION DU BOURGEON.	106
III. LES CONDITIONS SPATIALES DE L'EXPANSION DE LA LIGNÉE	109
III. 1. EXPANSION D'UNE LIGNÉE ISOLÉE	109
III. 1. 1. <i>Faux stolons</i>	109
III. 1. 2. <i>Lignées isolées expérimentalement</i>	110
III. 2. OBSTACLES	111
III. 2. 1. <i>Lignées bloquées</i>	111
III. 2. 2. <i>Obstacles naturels. Rencontre de deux colonies.</i>	113
III. 2. 3. <i>Obstacles artificiels</i>	115
IV. ABLATION ET REGENERATION DE LA POINTE DU BOURGEON	117
V. LA REGENERATION PROXIMALE	124

Regroupement des résultats et conclusions générales.

Résumé	146
Summary	147
Bibliographie	148
Planches I à VIII	153

AVANT-PROPOS.

Ce travail a été exécuté au Laboratoire d'Anatomie et d'Histologie Comparées à la Sorbonne, ainsi qu'à la Station Biologique de Roscoff, sous la direction de M. le Professeur PRENANT. Je tiens à lui exprimer ici toute ma gratitude pour son aide constante, pour ses conseils et aussi pour ses précieuses critiques.

Je voudrais aussi remercier M. le Professeur TEISSIER, Directeur de la Station Biologique de Roscoff, de son accueil et des moyens d'étude qu'il a mis à ma disposition, ainsi que M. le Professeur DRACH, Directeur Adjoint du C.N.R.S., qui a suivi mon travail depuis son début.

Je voudrais pouvoir exprimer à M. le Professeur BRIEN, Directeur du Laboratoire de Zoologie à l'Université Libre de Bruxelles, combien sa bienveillance et l'intérêt qu'il a toujours témoigné pour mes recherches m'ont aidée et encouragée.

Le film qui accompagne cette thèse et qui a fourni une partie des résultats les plus inattendus et les plus démonstratifs a été réalisé grâce à la collaboration éclairée de M. J. PAINLEVE. Qu'il soit assuré, ainsi que M^{lle} G. HAMON, de toute mon amitié et de toute ma reconnaissance.

Ce travail a aussi été rendu possible par l'aide matérielle et le dévouement des Marins et de tout le Personnel de la Station Biologique de Roscoff.

HISTORIQUE.

Les multiples aspects du bourgeonnement et de la croissance des colonies chez les Bryozoaires Ectoproctes ont fait l'objet d'un grand nombre de travaux que l'on pourrait classer selon trois tendances principales :

— ceux qui se fondent sur une étude anatomique du bourgeon, de la prolifération et de la différenciation de la paroi cystidienne ou de l'organogénèse;

— ceux qui cherchent à définir les lois qui régissent l'ordonnance des zoécies et à élucider le déterminisme de la forme spécifique du zoarium;

— ceux qui, par des méthodes expérimentales, analysent l'influence de facteurs biologiques ou extérieurs sur le développement de la colonie.

Dans la deuxième moitié du XIX^e siècle, les travaux des anciens auteurs ont été dominés par leurs discussions sur la blastogénèse. SMITT, EHLERS, CLAPARÈDE, DAVENPORT, NITSCH, SEELIGER, PERGENS, VIGELIUS, JOLIET, PROUHO ont établi que la paroi du cystide et du bourgeon cystidien est constituée de deux feuilletts fondamentaux à partir desquels se forment tous les organes de la zoécie :

— l'ectoderme, ou épithélium, qui sécrète l'exosquelette membraneux ou calcifié et dont dérive la paroi digestive du polypide;

— le parenchyme, ou mésenchyme, dont dérivent les cellules de la cavité cystidienne, les produits génitaux et le système funiculaire qui assure à la fois les relations interzoéciales et les relations entre le polypide et le cystide.

Depuis CALVET (1930), les recherches sur le bourgeonnement des Gymnolémides ont suivi des orientations diverses et aucune étude histologique détaillée de la paroi cystidienne n'a été publiée si l'on excepte celle de BORG (1926) sur la structure de la paroi chez les Cyclostomes. Chez les Chilostomes, la plupart des travaux consacrés à la paroi traitent des modalités de la calcification de l'area frontale et de leur importance systématique ou phylogénique (HARMER, 1901; CANU et BASSLER). Récemment cependant, BOBIN et PRENANT (1957) puis leur élève MATRI-

CON (1960) ont entrepris une étude histologique précise des cellules de la cavité cystidienne et de certains éléments pariétaux. Une grande partie des travaux sur l'organogénèse concernent le polypide et ses annexes. SILEN a fondé les arguments d'une vaste discussion phylogénique sur une comparaison anatomique et morphogénétique des divers groupes de Gymnolémides où il aborde des questions intéressant la prolifération de la paroi, formation des épines, des rosettes, cloisonnement. Dans son œuvre sur les communications interzoéciales il introduit une notion nouvelle, celle du rôle inducteur possible du tissu funiculaire au cours de l'organogénèse. BRIEN s'est attaché à la signification du cystide et de l'unité du zoarium chez les Phylactolémides et chez les Gymnolémides; dans le cadre de son étude plus générale il a abordé le cas particulier de *Membranipora membranacea* (Linné) (1958). BRIEN et HUYSMANS (1938), à propos du bourgeonnement chez les Stoloniférines, ont traité de la formation des cloisons et des rosettes que BOBIN (1958, a, b) a reprise en détail dans ses travaux sur la formation des diaphragmes autozoéciaux.

Les travaux les plus importants sur les formes spécifiques d'expansion du zoarium sont ceux de WATERS sur le bourgeonnement comparé des ancestrulae et ceux de HARMER (1892, 1923) sur les ramifications des Crisiidés et les bifurcations des rameaux chez les Cellularines. On peut citer encore, entre autres, ceux de FRIEDL (1925) sur la croissance de *Scrupocellaria reptans* (Linné) et de *Schizoporella sanguinea* (Norman), ceux de MARCUS (1926) sur *Electra pilosa* (Linné) et ceux de STACH (1935-1938) chez divers Chilostomes.

L'étude de l'influence de facteurs biologiques ou dépendant du milieu sur la croissance des Bryozoaires est relativement récente. L'un des premiers, MARCUS (1926) s'est intéressé aux tropismes et a expérimentalement démontré l'intervention de phénomènes de thigmotaxie, de rhéotropisme, de géotropisme et de phototropisme sur l'orientation du bourgeonnement chez *Farrella repens* (Farre) et chez *Electra pilosa* (Linné). VALKANOV (1951) a étudié le rôle de l'autotropisme dans le trajet des stolons de *Bowerbankia caudata* (Hincks) et de *Victorella pavidus* S. Kent. AYMES (1956) a obtenu un changement d'orientation dans la croissance des rameaux de la Bugule en déplaçant une source lumineuse éclairant les récipients d'élevage. SCHNEIDER (1955-1959) a démontré par la cinématographie accélérée une action de la lumière sur l'orientation même des cellules de la pointe des bourgeons, chez *Bugula avicularia* (L.), entraînant une cour-

bure des rameaux. D'autres auteurs ont traité de l'inhibiton de la croissance par divers toxiques.

BRONSTEIN (1937-1939) avait entrepris une étude de la physiologie de la croissance, prématurément interrompue par sa mort à l'ennemi en 1940. Il avait choisi comme matériel de base *Membranipora membranacea* (Linné). Il avait publié, dans le cadre de l'ouvrage plus vaste qu'il envisageait, une première analyse des gradients d'activité physiologique, gradients de cicatrisation, de prolifération, de résistance aux agents toxiques, étude du taux protéique dans le liquide de la cavité générale mesuré d'après les indices de réfraction, en fonction de l'âge de la zoécie et de sa place dans le zoarium. Il avait publié d'autre part une note sur la croissance résiduelle de fragments isolés de la colonie, en fonction de leur surface, et une étude expérimentale sur le pouvoir des différentes régions de la paroi zoéciale à régénérer un polypide.

La partie expérimentale de l'étude monographique qui suit, sur le bourgeonnement cystidien de *M. membranacea*, a été en partie inspirée dans le choix du matériel, dans ses techniques et dans son orientation par les travaux de BRONSTEIN dont j'ai pu consulter les notes d'expériences et le projet de thèse grâce à l'obligeance de Monsieur le Professeur PRENANT.

LA CROISSANCE

DE *MEMBRANIPORA MEMBRANACEA* (LINNE).

Bien que *M. membranacea* soit un matériel particulièrement favorable à une analyse du bourgeonnement et de la prolifération de la paroi cystidienne par la grande dimension des colonies et la rapidité exceptionnelle de leur croissance, cette espèce n'a été l'objet que d'un nombre très restreint de travaux. Entre NITSCHÉ (1871) et BRONSTEIN (1937-1939), elle n'a été citée qu'accessoirement dans des travaux centrés sur le développement ou l'organogénèse chez d'autres espèces. Seul AGATZ (1912) l'a choisie pour une étude histologique du bourgeonnement, intéressant surtout le cloisonnement transversal et la formation de l'ébauche polypidienne. Il faut en chercher la raison dans les difficultés de l'élevage et dans l'obstacle que représente pour l'histologie un zoarium encroûtant.

La prolifération s'accélère normalement à mesure que, la surface du zoarium augmentant, les bourgeons périphériques chez

les espèces encroûtantes, l'extrémité des rameaux chez les espèces dressées, reçoivent des ressources énergétiques accrues transmises par un nombre sans cesse croissant de zoécies fonctionnelles. Le temps nécessaire à la différenciation complète de la paroi et au développement polypidien n'étant pas réduit dans les mêmes proportions, une zone de quelques zoécies inachevées, au polypide encore embryonnaire, s'établit entre les bourgeons et la première rangée de zoécies fonctionnelles. Ce processus d'accélération de la croissance, connu chez la plupart des Chilostomes, atteint chez *M. membranacea* un degré exceptionnel. Le retard de plus en plus marqué de l'individualisation et de la différenciation des zoécies sur la progression des bourgeons le long du substrat aboutit à l'allongement démesuré des bourgeons situés dans l'axe d'une direction de croissance dominante. En bordure du front de prolifération, hémicirculaire ou rectiligne, se développe une frange blanche, laiteuse, de bourgeons géants dont la longueur peut dépasser $\frac{1}{2}$ centimètre pour les plus grandes colonies; la zone des zoécies inachevées qui succèdent aux bourgeons s'étend parfois sur plus de 2 centimètres, soit une vingtaine de loges où sont étalés les stades successifs du développement polypidien. C'est en raison de cette démultiplication, de cet étalement des stades, que *M. membranacea* a été choisie ici pour une étude de la structure et de la différenciation de la paroi cystidienne.

La direction préférentielle de croissance, qui donne aux grandes colonies leur aspect linguiforme, s'installe progressivement (fig. 1). Les jeunes colonies se développent en éventail à partir des deux ancestrulae jumelles issues de la larve cyphonaute (fig. 2). Les premiers bourgeons apparus dans l'axe antéro-postérieur des ancestrulae présentent dès l'origine une légère avance sur les bourgeons marginaux formés en second lieu. Les jeunes colonies dont la plus grande dimension est inférieure à 5 centimètres croissent sur toute leur périphérie et prennent d'abord la forme d'un cœur où une future direction préférentielle de croissance est déjà indiquée. Mais divers facteurs peuvent intervenir et en changer l'orientation initiale, par exemple la rencontre d'un obstacle ou la formation localisée d'un groupe de corps bruns. Notons que la majorité des colonies fixées sur les frondes des Laminaires poussent, pour une raison indéterminée, de l'extrémité des lanières vers le stipe. L'on pourrait invoquer peut-être une orientation préférentielle des cyphonautes au moment de la métamorphose, une influence de la croissance du

thalle sur celle du Bryzoaire, ou l'intervention de géotropisme ou d'un quelconque tactisme lié à l'inclinaison des frondes de Laminaires submergées, etc.

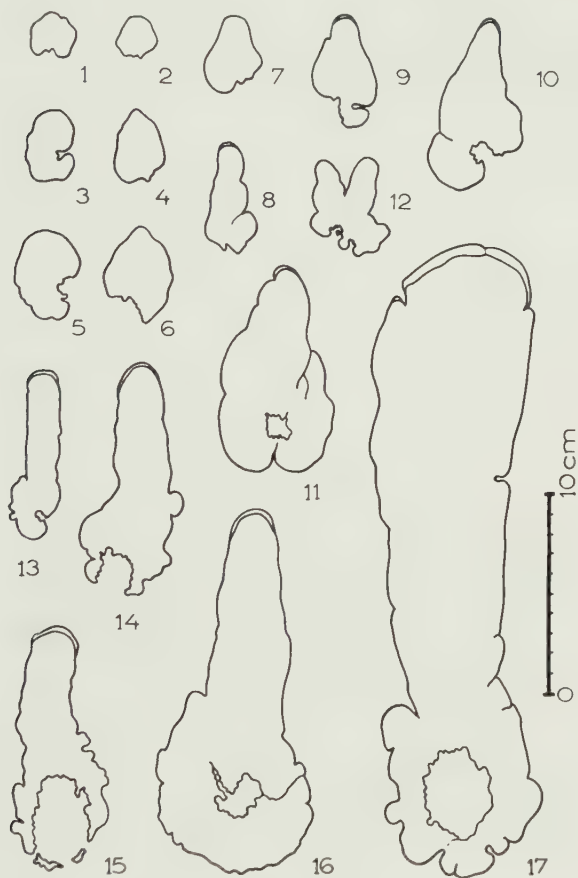


FIG. 1.

Installation progressive d'une direction préférentielle de croissance (calqué sur le vivant).

1 à 7 : très jeunes colonies, croissance périphérique;

8 à 11 : apparition d'une direction dominante;

12 : la rencontre d'un obstacle a partagé la colonie en deux lobes;

13 à 17 : colonies linguiformes de dimensions courantes.

Une fois indiquée l'orientation de l'expansion future du zoarium, celui-ci s'étend de plus en plus rapidement par prolifération des lignées axiales parallèles; il s'élargit encore par crois-

sance périphérique des lignées marginales, de plus en plus ralentie à mesure que la croissance axiale s'accélère, comme si toutes les ressources énergétiques disponibles étaient transmises vers le front de prolifération; il est très rare que la croissance périphérique soit suffisamment active pour déborder les limites de la lanière végétale (Pl. I, 1). Le terme de lignée zoéciale désignera ici la succession linéaire des loges formées dans l'axe antéro-postérieur les unes des autres par la prolifération d'un même bourgeon terminal. A mesure que la frange laiteuse pousse, la colonie s'use à l'extrémité opposée, l'ancestrula, puis les zoécies les plus âgées périclitent et disparaissent.

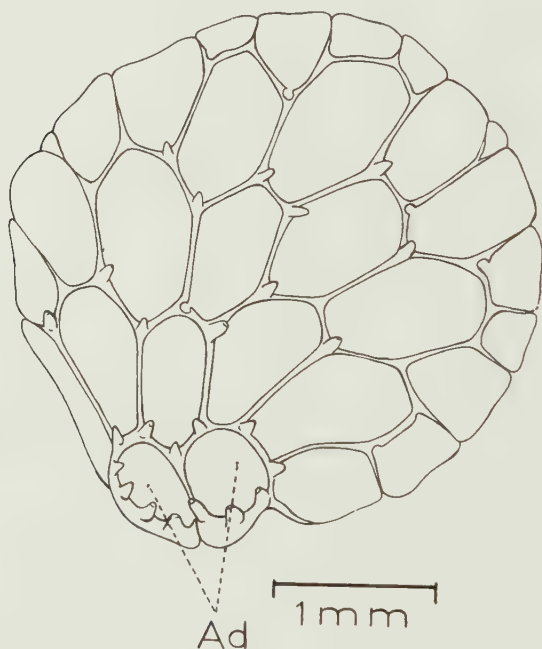


FIG. 2.

Jeune colonie. Ad : ancestrulae jumelles.

La croissance des *M. membranacea* présente donc deux modalités différentes :

— la croissance périphérique lente des jeunes colonies et des lignées marginales dont les bourgeons ne dépassent guère la dimension moyenne d'une zoécie;

— la croissance axiale rapide des bourgeons géants de la frange laiteuse. Il n'est pas exclu que le gigantisme des bourgeons entraîne une modification des processus normaux de leur prolifération.

L'étude morphologique, vitale et expérimentale du bourgeonnement chez *M. membranacea*, c'est-à-dire de l'expansion et de la prolifération de la paroi cystidienne, sera limitée ici au cas particulier de la croissance axiale accélérée. Elle intéressera certains aspects de la génèse des organes cystidiens, cellules de la cavité générale et système funiculaire. La formation du polypide et de ses annexes ne sera abordée que dans la mesure où elle représente une étape de la différenciation de la paroi, en liaison avec la formation des cloisons transversales. Les problèmes concernant les structures fines de l'ectocyste et la calcification n'ont pas été inclus dans le cadre de ce travail, exigeant toute une gamme de techniques spéciales et entraînant à l'étude d'une série de questions n'intéressant pas directement le bourgeonnement proprement dit.

LES *M. MEMBRANACEA* A ROSCOFF : HABITAT, GITES, CYCLE ANNUEL.

A Roscoff et dans la Baie de Morlaix, les *M. membranacea* se fixent exclusivement sur les frondes et les stipes des grandes Laminaires. Elles sont surtout abondantes sur *Laminaria digitata* (L.) Lamouroux (synon. : *L. flexicaulis*) et sur *L. hyperborea* (Gunner) Foslie (synon. : *L. cloustoni*). On les rencontre aussi sur *L. saccharina* Lamouroux, généralement moins fréquentes et moins développées que sur les deux espèces précédentes, et quelquefois, mais très rarement, sur *Saccorhiza polyschides* (Lightfoot) Batters (synon. : *S. bulbosa*). *L. ochroleuca* de La Pylaie en est toujours dépourvue.

A Roscoff et aux environs, l'association des *M. membranacea* et des Laminaires est rigoureusement spécifique; mais il semble qu'il y ait surtout là un substrat optimum et un conditionnement écologique. D'après les comptes rendus des auteurs, la nature du substrat pourrait varier selon les conditions locales. On l'a couramment signalée sur les Fucus (LOMAS, 1886, sur les côtes anglaises; BORG, 1930, en Mer du Nord et en Mer Baltique; PRENANT, 1932, à Quiberon; MOORE, 1937, à l'Île de Man, etc.), alors qu'à Roscoff, aucun exemplaire n'a été trouvé sur Fucus

au cours des récoltes de six années consécutives. OSBURN l'a signalée sur *Ruppia maritima* (L.). GAUTHIER (1960) l'a trouvée en Méditerranée sur *L. ochroleuca*. SLOANE, EBLING, KITCHING et LILLY (1957), la donnent comme très répandue sur *S. bulbosa* sur la côte ouest de l'Angleterre.

D'après EBLING, KITCHING, PURCHON et BASSINDALE (1948), *M. membranacea* serait favorisé par les courants modérés et tendrait à disparaître lorsque les courants sont trop faibles ou au contraire trop violents. Ceci confirme les quelques observations que j'ai pu faire sur les grèves de Roscoff. Sur les faces rocheuses exposées et battues des îlots de la Baie de Morlaix, faces nord du Beclem et de l'Île Verte de Callot, Estellen-Duons, les *M. membranacea* sont rares ou absents. Les gîtes où ils ont été les plus abondants pendant six années consécutives, de 1954 à 1960, sont : pour la Baie de Morlaix, la crique protégée du Beclem et le bassin abrité que forme au nord-est de l'Île Calot le groupe des rochers de l'Enfer, du Glas, du Cerf et du Colombier; pour le bras de mer qui sépare la pointe de Roscoff de l'Île de Batz, le nord de l'Île Verte de Roscoff, Per Roch et surtout les hauts-fonds de Bistarz, des Thonnou, et la pointe nord du récif du Loup. Le faciès commun à tous les gîtes favorables est du type champs de blocs sur fond de sable fin non vaseux, en eau claire.

La limite supérieure des *M. membranacea* se situe approximativement à la frontière des *L. saccharina* et des *L. digitata*. Ils ne sont largement découverts qu'aux plus fortes marées d'équinoxe. La raison de cette répartition à la limite inférieure de la zone des marées est sans doute le fait que *M. membranacea* supporte mal une émergence prolongée à marée basse. Les colonies des niveaux supérieurs présentent souvent, aux lendemains des fortes marées, des lésions du front de prolifération. Les grandes colonies présentent des anneaux périodiquement espacés de zoécies anormalement allongées qui, d'après BRONSTEIN, correspondraient aux périodes de vives eaux.

A Roscoff et aux environs, la ponte a lieu de mars à juillet. Les zoécies des exemplaires récoltés au printemps sont bourrées d'ovocytes et de larves incubées, lenticulaires, empilées comme des hématies. Passé juillet, œufs et larves ont disparu. Il y aurait donc une période annuelle unique de reproduction sexuée, contrairement à la plupart des autres Chilostomes de Roscoff qui présentent deux maxima de la ponte en février-mars et en septembre-octobre.

En hiver, janvier et février, la plupart des colonies périssent et sont détruites; mais là encore interviennent les conditions climatiques locales. A Roscoff, *M. membranacea* est pratiquement annuelle; aux îlots de Callot, plus chauds et plus abrités, quelques grandes colonies survivent à l'hiver et poussent au ralenti. En mars-avril, les zoécies des débris déchiquetés qui persistent à la surface des Laminaires, et dont la paroi est toujours vivante, reforment des polypides puis régénèrent des bourgeons actifs.

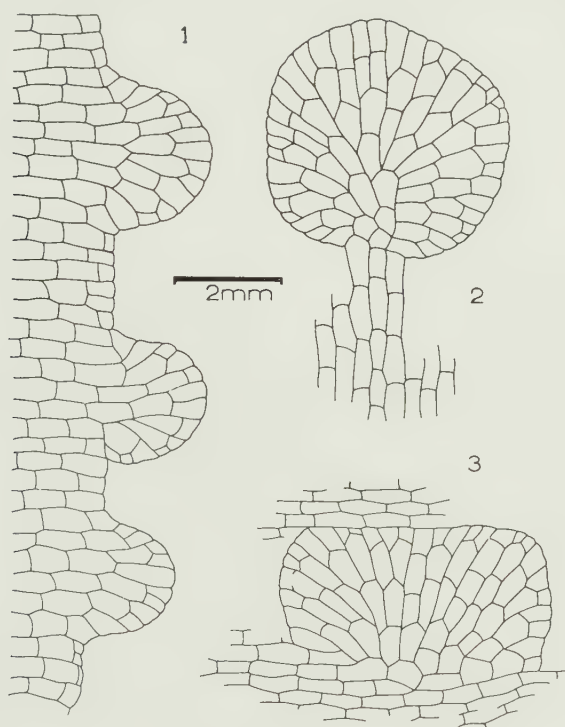


FIG. 3.

Reprise du bourgeonnement et de la prolifération au printemps.

- 1 : bourgeonnement d'une série de nouveaux lobes le long du bord latéral d'une colonie épuisée de l'année précédente;
- 2 : bourgeonnement axial à partir d'un lambeau survivant d'une colonie de l'année précédente;
- 3 : id., bourgeonnement latéral.

La figure 3 montre quelques exemples caractéristiques de la reprise de la prolifération au printemps. Un peu plus tard des ovocytes mûrissent dans les lobes néoformés. La plupart des

jeunes colonies que l'on trouve à la fin du printemps sont issues des débris de l'année précédente. Il est très rare de trouver à la grève des colonies de petite taille munies de leurs ancestrulae. Il est probable que les colonies issues de la reproduction sexuée se développent entre avril et août, période où, dans la région de Roscoff, les marées sont insuffisantes pour permettre une exploration systématique des gîtes.

Les colonies atteignent leur expansion maxima en septembre et octobre. On trouve des zoécies en tour à toutes les époques de l'année.

TECHNIQUES

Élevage en aquarium.

La zone des Laminaires offre aux *M. membranacea* des conditions optima d'oxygénation et de courant, de microfaune et de luminosité qu'il est impossible de reproduire en aquarium. En élevage, les colonies sont en état de survie plus ou moins prolongée; la croissance axiale du front de prolifération ralentit de jour en jour, les bourgeons géants se réduisent et la frange laiteuse se résorbe progressivement. Après arrêt complet de la croissance axiale, les sujets les plus résistants et les mieux adaptés peuvent reprendre leur croissance sur le mode lent et périphérique.

L'intoxication des animaux en aquarium se manifeste d'une part par des lésions de la frange laiteuse, boursofflures, coalescence de bourgeons, cloisonnement anormal, et d'autre part par la stagnation à l'intérieur des loges des polypides devenus incapables d'ouvrir l'opercule et de déployer à l'extérieur leur couronne tentaculaire. Cette incapacité entraîne la sous-alimentation des colonies que ne compense pas l'introduction dans le milieu de *Nitschia*, de pontes de Spirorbes ou de gamètes d'Entéromorphes qui avaient donné d'excellents résultats dans l'alimentation en élevage d'autres espèces et en particulier de *Scrupocellaria reptans* Thompson.

Pour prolonger la survie des animaux et ralentir la résorption de la frange laiteuse pendant la période nécessaire à l'expérimentation, il faut d'une part éviter l'infection bactérienne et d'autre part augmenter au maximum l'oxygénation de l'eau. Le pourrissement rapide des Laminaires en aquarium entraîne

immédiatement l'intoxication et la mort des zoécies qui recouvrent les parties lésées du thalle. Il en est de même à la grève. Il faut donc éliminer toutes les parties inutiles ou malades de l'algue.

Les animaux doivent être maintenus dans un courant d'eau rapide, un arrêt d'une heure dans la circulation de l'eau étant suffisant pour provoquer l'arrêt de la croissance. Il faut cependant éviter les bulles d'air qui s'accumulent dans les zoécies et détruisent leurs polypides ainsi qu'une trop forte agitation de l'eau qui gêne la sortie des panaches tentaculaires. Les meilleurs résultats ont été obtenus en oxygénant l'eau par passage à la surface de plaques de verre et dans un circuit de siphons destinés à intercepter les bulles d'air.

La lumière du jour et l'obscurité totale sont également nocives. Une lumière tamisée est plus favorable. Toute élévation de température au-delà de $13-15^{\circ}$ est nuisible.

Substrat expérimental transparent.

Le support végétal opaque gêne considérablement l'observation microscopique du vivant. Pour l'éliminer, j'ai repris une technique très simple mise au point par BRONSTEIN et qui consiste à obliger le bord actif de la colonie à poursuivre sa progression sur lamelles de verre.

On pratique au ras de la frange laiteuse, dans le thalle de l'algue, perpendiculairement à la direction de croissance, une fente oblique, superficielle, dirigée sous la pointe des bourgeons. L'on y insère le bord d'une lamelle couvre-objet que l'on maintient à l'autre extrémité à l'aide d'une pince, en l'occurrence à l'aide d'une simple épingle à linge du commerce.

Pour obtenir de bons résultats il faut que la lamelle soit parfaitement immobilisée et que la fente soit suffisamment nette, suffisamment oblique et peu profonde pour que les lèvres de la plaie s'appliquent étroitement au verre et ne constituent pas un obstacle en relief s'opposant au glissement régulier de la pointe des bourgeons. Au bout de 48 heures, 70 % environ des sujets ont largement débordé l'insertion de la lamelle et poussent normalement sur le verre. Il faut éviter de détacher la lamelle de l'algue avant qu'un nombre suffisant de polypides fonctionnels, capables de nourrir et d'assurer la croissance du fragment isolé, se soient développés dans les zoécies fixées au support expérimental.

L'élevage sur lamelles de verre permet l'emploi en observation vitale de plus forts grossissements ainsi que l'observation directe de la face basale des loges à travers le substrat. Il facilite la microphotographie et rend possible une étude cinématographique du vivant. Les exemplaires élevés sur lamelles peuvent être colorés in toto, par les techniques histologiques courantes et par certaines techniques histochimiques (lipides), préparations qui remplacent parfois avantageusement les coupes à congélation.

Etude cinématographique.

Le film qui accompagne ce travail a été réalisé grâce à la collaboration et à l'aide amicale de Mr. J. PAINLEVÉ. La cinématographie accélérée a été utilisée :

— pour démontrer ou vérifier des phénomènes qui avaient été primitivement déduits des résultats de l'étude expérimentale;

— pour établir certains rapports de temps entre les diverses phases de l'organogénèse et de la différenciation des tissus;

— comme moyen de recherche susceptible de révéler des processus dynamiques ou des mouvements morphogénétiques que l'étude histologique ou expérimentale n'aurait pu mettre en évidence.

Pendant toute la durée de la prise de vue les sujets, élevés sur verre, étaient installés dans une micro-cuve à courant d'eau de mer constant, tenant sur la platine du microscope, mise au point par PAINLEVÉ et HAMON. Nous avons utilisé un microscope ordinaire et filmé par transparence, à l'exception de quelques séquences prises en microscopie interférentielle (noir et blanc). Le rythme de la prise de vue variait, selon l'évolution plus ou moins rapide des phénomènes observés, d'une image toutes les 2 minutes à une image toutes les 10 secondes. Mises à part les vues d'ensemble à faible grossissement, nous avons employé des objectifs à immersion à eau évitant les réfractions parasites de la surface de l'eau. Un verre anticalor, posé sur la source lumineuse, protégeait les animaux contre l'échauffement dû aux éclaircissements trop intenses ou à rythme trop rapproché.

Etude expérimentale.

Seules ont été employées des techniques expérimentales simples, manuelles, ne nécessitant aucun appareillage spécial :

— marques colorées au Rouge neutre directement appliquées à l'aide de fines aiguilles de verre selon une technique de BRONSTEIN;

— incisions et ablations à la lame de rasoir;

— microcautérisations :

Le microcautère consistait en deux fils de cuivre rigides inclus dans un manche en verre et reliés à une source de courant alternatif; la pointe chauffante était formée d'un fil de platine coudé (0,05 à 0,2 mm de section) dont les extrémités étaient soudées aux fils de cuivre. L'intensité et l'étendue de la brûlure étaient commandées par un transformateur de lampe à microscope assurant une variation de tension continue, la marge d'utilisation étant comprise entre 0 et 2 volts.

Dans la mesure du possible, les interventions ont été pratiquées le jour même de la récolte, les sujets étant opérés sur leur substrat naturel.

Etude histologique. — Conditions de la fixation.

Il est impossible de décoller le *M. membranacea* de la Laminare sans léser gravement les bourgeons de la frange laiteuse. Il fallait donc fixer ensemble le Bryozoaire et le substrat, ce qui éliminait l'emploi de certains fixateurs, comme le Gendre qui précipite au contact du mucus végétal en fines aiguilles destructrices, et l'emploi de procédés de décalcification qui provoquent un rejet massif de mucus à partir des tissus végétaux fixés. Exception faite de fixations osmiées à la température de la glacière, les pièces ont été fixées à la grève, au début de la marée basse, et prélevées dans des colonies n'ayant subi ni insolation ni émergence au cours de la journée.

Les fixateurs employés ont été :

pour l'histologie générale et la topographie, le Bouin aqueux, le Dubosq-Brasil, le Bouin Hollande, le Zenker et le Carnoy; pour la cytologie, le Champy ou le Benoît, et l'imprégnation osmique de Nassonov-Kolatchev; pour l'histochimie, le Bouin aqueux, le Regaud et le Formol salé neutre, employés sans décalcification ultérieure sur des pièces ne comprenant que les bourgeons et les deux ou trois zoécies suivantes où le dépôt calcaïque est encore négligeable.

Les déshydratations ont été faites à l'alcool butylique pour éviter le durcissement du substrat végétal par les alcools éthyliques et par le toluène.

Le détail des colorations sera indiqué dans le texte. Les colorations histochimiques ont été limitées aux techniques classiques et générales. Les techniques de recherche enzymatique n'ont pas été abordées.

Première partie

ÉTUDE HISTOLOGIQUE ET VITALE
DU BOURGEON,
DE LA DIFFÉRENCIATION DE LA PAROI
ET DE L'ORGANOGENÈSE

CHAPITRE I.

I. — LE BOURGEON.

Un bourgeon de la frange laiteuse de *M. membranacea* se présente en coupe sagittale comme un sac creux, allongé en doigt de gant, légèrement renflé au sommet, dont la paroi est constituée :

- d'une mince enveloppe cuticulaire ou *ectocyste*;
- d'un *épithélium* dont les cellules, palissadiques à l'extrémité apicale du bourgeon, s'abaissent et s'étalent progressivement jusqu'au premier septum transversal;
- d'une doublure « mésenchymateuse » ou *peritoneum*.



FIG. 4.

Structure de la paroi dans la région moyenne du bourgeon. (Coupe sagittale, Hématoxyline de Groat-A.P.S., chambre claire, - paroi basale.)

Ec : ectocyste;

Ep : épithélium;

P₁ : cellules fusiformes de la première couche du peritoneum;

P₂ : cellules à inclusions de la deuxième couche du peritoneum (en noir : inclusions A.P.S. +);

c. sp. : cellules à sphérules réfringentes.

Chez *M. membranacea*, le peritoneum du bourgeon comprend deux couches cellulaires superposées et différentes (fig. 4) :

— une première couche de cellules fusiformes, étroites et étirées dans le sens de la croissance du bourgeon, directement appliquées contre l'épithélium;

— une deuxième couche plus épaisse de cellules envahies par de volumineuses inclusions.

Une couverture serrée de cellules à sphérules réfringentes, ou leucocytes sphérulaires, généralement considérées comme des coelomocytes, s'étend sur toute la surface interne de la paroi.

La cavité générale est remplie d'une nappe anhiste figée, liquide coelomique précipité par la fixation.

On remarque immédiatement : (Pl. I, 3) :

— la surélévation des cellules épithéliales apicales et leur structure particulière;

— la continuité évolutive des tissus depuis le sommet du bourgeon jusqu'au premier septum transversal;

— la disparité des parois basale et frontale du bourgeon dont la structure est la même dans ses grandes lignes, mais qui diffèrent par leur épaisseur respective, la paroi basale étant, par chacune de ses couches constitutives, plus épaisse que la paroi frontale à égale distance du sommet. D'autre part l'épithélium basal présente toujours, sur les préparations histologiques, un bourrelet transversal pré-terminal de cellules particulièrement hautes et pressées les unes contre les autres, déterminant une sorte de poche terminale de la cavité générale.

Dans l'étude histologique qui suit, la description ira toujours dans le sens de la différenciation des tissus, c'est-à-dire du sommet du bourgeon au premier septum transversal.

I. 1. — L'EPITHELIUM.

LES CELLULES PALISSADIQUES APICALES.

Dans les grands bourgeons de la bordure laiteuse, les cellules palissadiques de l'extrémité apicale mesurent couramment entre 40 et 60 μ de haut pour un diamètre de 5 à 7 μ . Elles représentent un cas extrême de cet épithélium cylindrique qui caractérise, chez les Ectoproctes, les foyers de prolifération. Chez *M. membranacea*, on les retrouve chaque fois qu'une région quelconque de la paroi subit une dédifférenciation locale et devient

le siège d'une reprise de la prolifération : cicatrisation et régénération, formation des zoécies en tour par exemple.

Leur noyau, situé à mi-hauteur, est ovale et occupe presque toute la section transversale de la cellule. Il est caractérisé par sa faible colorabilité et renferme soit un gros nucléole, qui n'est jamais parfaitement sphérique, soit deux ou même trois nucléoles plus petits; cette dernière figure, fréquente, peut être observée sur le vivant et n'est pas un accident de la fixation. Sur les préparations histologiques, les nucléoles paraissent homogènes et ne montrent ni structure interne ni figures de cristallisation.

Les cellules palissadiques apicales sont remarquables par la spécialisation de leur pôle externe. Le terme de pôle externe désignera ici l'extrémité cellulaire qui touche à l'ectocyste; le terme de pôle interne désignera l'extrémité orientée vers la cavité générale.

Sur les $4/5$ environ de la hauteur cellulaire, à partir de l'extrémité interne, le cytoplasme est compact, fortement basophile et sidérophile, et les limites cellulaires sont précises. La trame cytoplasmique du pôle externe est beaucoup plus lâche, faiblement basophile, et les limites cellulaires s'estompent. Le passage d'une région à l'autre est brutal, sans transition : le territoire basophile s'arrête net à quelque distance de l'ectocyste et la limite en est marquée par un plateau cytoplasmique rectiligne ou légèrement cupulaire (fig. 5, 1).

Cette ségrégation du cytoplasme en deux territoires inégaux, de compacité et de basophilie différentes, n'est pas un simple artéfact lié à la fixation. Elle est perceptible sur le vivant sain où une étroite zone claire et peut-être fibrillée sépare l'ectocyste du corps massif et homogène des cellules épithéliales apicales.

Cette disposition est liée à l'activité sécrétrice de la cellule : Un examen cytologique plus approfondi révèle dans chaque cellule apicale une enclave globuleuse de substance diffuse, reposant directement sur le plateau basophile et enfermée dans la trame cytoplasmique du pôle externe. Cette enclave prend faiblement les colorants de fond, Eosine, Vert lumière, Bleu d'aniline, etc.; elle est électivement colorée par le Muci-carmin de Mayer, le Bleu Alcyan et l'A.P.S. Elle comprendrait donc au moins une certaine proportion de mucopolysaccharides acides. Cependant, la réaction métachromatique de Lison est négative. Quelle que soit la fixation employée, cette enclave est toujours reconnaissable, parfois globuleuse et bien définie (fixateurs

aqueux), parfois nappe diffuse aux contours imprécis (fixateurs alcooliques). Elle est moins visible sur le vivant. Une rétraction équivalente à celle de la fixation peut être expérimentalement provoquée par l'emploi d'éclairages intenses ou d'un milieu marin sursalé. Cette rétraction provoquée entraîne la formation d'une grosse vacuole au pôle externe de chaque cellule. Il n'est pas exclu que la fixation concentre en une enclave unique une substance normalement retenue dans un réseau vacuolaire.

La face interne de l'ectocyste est bordée d'une pellicule intensément colorable par le Bleu Alcyan, le Muci-carmin et l'A.P.S., dépôt muqueux, vésiculeux, qui donne au Bleu de Toluidine une métachromasie rouge intense.

Au début de la paroi frontale, l'étalement de l'épithélium est rapide. La frontière entre les deux territoires cytoplasmiques devient moins précise à mesure que les cellules épithéliales s'étaient, le plateau cytoplasmique et l'enclave Muci-carmin positive deviennent confus et finissent par disparaître. Mais le pôle externe des cellules épithéliales frontales conserve jusqu'au stade pavimenteux une certaine affinité pour les colorants des mucopolysaccharides acides.

Ribonucléines.

La répartition des ribonucléines, déjà indiquée par les variations de la basophilie, a été étudiée par la coloration au Vert de Méthyle-Pyronine selon Pappenheim-Unna, les préparations témoins ayant été traitées par l'acide chlorydrique selon Vendrely.

Le territoire basophile est violemment pyroninophile. L'emplacement de l'enclave Muci-carmin positive apparaît optiquement vide à l'exception de quelques fines granulations pyroninophiles éparses. Le cytoplasme du pôle externe prend une teinte rose pâle qui persiste chez les témoins et indique sa pauvreté en ribonucléines. Dans chaque cellule, un ou deux lambeaux de cytoplasme basophile et pyroninophile réapparaissent au-delà de l'enclave muqueuse, accolés à l'ectocyste (fig. 5, 1).

Les cellules épithéliales du bourrelet préterminal basal sont un peu moins riches en ribonucléines que les cellules apicales; d'une façon générale l'épithélium basal est moins basophile et moins pyroninophile que l'épithélium frontal. Les lambeaux cytoplasmiques qui s'interposent entre la plage Muci-carmin positive du pôle externe et l'ectocyste sont beaucoup plus impor-

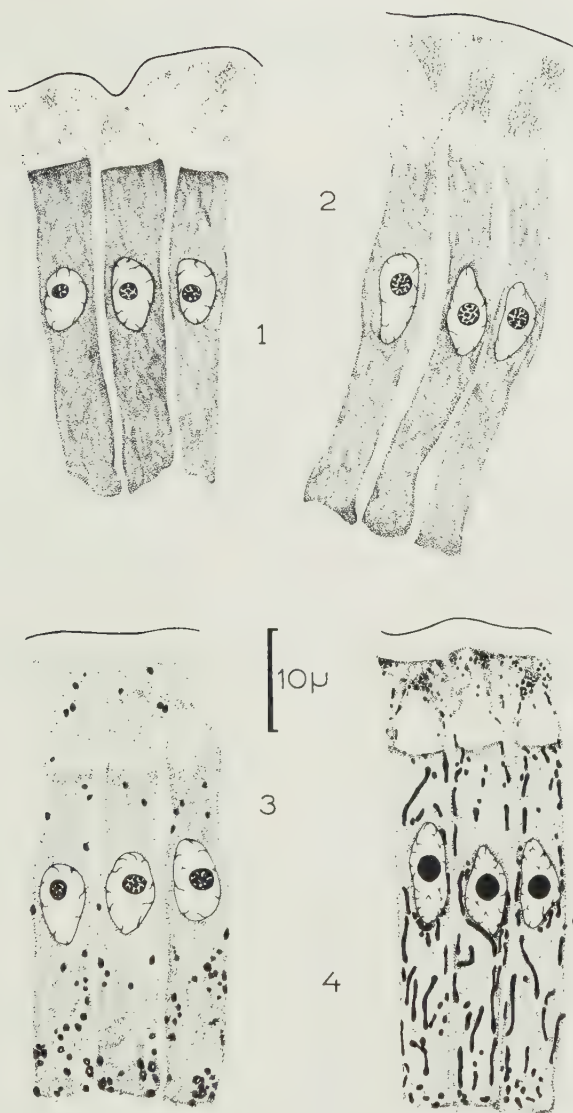


FIG. 5.

Cellules épithéliales palissadiques de la pointe du bourgeon. (Chambre claire.)

- 1 : répartition des ribonucléines dans les cellules palissadiques apicales (Pappenheim-Unna);
- 2 : répartition des ribonucléines dans les cellules du bourrelet pré-terminal basal;
- 3 : répartition des grains de la sécrétion du pôle interne (Azan);
- 4 : mitochondries (Fuchsine d'Altmann).

tants que dans les cellules apicales et l'emplacement de l'enclave paraît décalé vers le noyau. Il y a là de véritables figures d'arrachement sur la signification desquelles il est difficile de se prononcer (fig. 5, 2).

Grains de sécrétion.

Les cellules palissadiques apicales ont une activité sécrétrice intense. Elles contiennent d'une part les mucopolysaccharides du pôle externe, d'autre part deux sécrétions figurées distinctes :

Tout d'abord, des grains de dimension régulière, A.P.S. positifs, mais réfractaires aux colorants des mucopolysaccharides acides. La réaction signalétique des protéines de Salazar les colore en gris foncé. Cette première sécrétion est relativement faible dans les cellules palissadiques apicales où elle est localisée au pôle externe. Elle s'intensifie au cours de la différenciation de l'épithélium et les grains A.P.S. positifs deviennent plus abondants dans les cellules épithéliales basales et frontales des régions moyenne et proximale du bourgeon, répartis autour du noyau dans tout le cytoplasme.

Les grains irréguliers de la deuxième sécrétion figurée ne sont pas conservés par les fixateurs picriqués, aqueux ou alcooliques. Ils sont conservés par les fixateurs chromés, neutres ou acides, par les fixateurs chromo-osmiques et par le Formol salé, neutre. Sur les fixations chromées, ils prennent l'azocarmin à l'Azan et l'orangé G au Mann-Dobell. Sur les fixations chromo-osmiques, ils prennent la fuchsine basique (Trichrome de Cajal) et montrent une affinité pour les colorants mitochondriaux, Fuchsine d'Altmann et Violet cristal de Benda, bien qu'il soit difficile de les distinguer des mitochondries ponctiformes. Ils ne sont pas colorés par l'A.P.S., sur Zenker.

La réaction chromaffine et l'azoréaction sont négatives, ce qui paraît éliminer les polyphénols. Par contre la réaction argentaffine est franchement positive et dénote au moins une fonction réductrice.

Cette sécrétion argentaffine est remarquable par sa répartition intracellulaire qui permet de la distinguer aisément des granulations A.P.S. positives (fig. 5, 3) : quelques grains sont dispersés dans toute la cellule, y compris dans le cytoplasme clair du pôle externe, mais la plus grande partie est concentrée à l'extrémité interne. Les cellules qui en sont les plus riches sont celles du cul-de-sac terminal. La sécrétion argentaffine caractérise le stade palissadique : elle disparaît rapidement au début

de la paroi frontale avec l'étalement des cellules. Elle n'existe pas, dans l'épithélium basal ou dans les cellules du bourrelet pré-terminal.

Le chondriome.

Le chondriome a été mis en évidence par la Fuchsiine d'Altmann et le Violet cristal selon Benda après fixation au Champy, au Benoît ou au Regaud post-chromisé. L'épaisseur de la paroi rend impossible une observation vitale en contraste de phase.

D'une pièce à l'autre et d'une fixation à l'autre, la physiologie générale du chondriome et le schéma de sa répartition sont constants (fig. 5, 4) :

Dans tout le territoire basophile des cellules palissadiques apicales dominant des bâtonnets et des chondriocontes flexueux sans forte courbure, allongés dans le sens de la hauteur cellulaire. Après les meilleures fixations, les plus longs atteignent environ $\frac{1}{4}$ de la hauteur totale de la cellule. Parmi les chondriocontes sont dispersées quelques mitochondries ponctiformes, rondes ou ovales, fréquemment alignées en chaînes.

Les mitochondries ponctiformes deviennent plus nombreuses à l'extrémité interne de la cellule où elles tendent à remplacer les chondriocontes. Leur répartition recouvre celle des grains de sécrétion argentaffines.

Les chondriocontes ne débordent pas le plateau basophile; autour de la plage rose qui représente l'enclave Muci-carmin positive et contre l'ectocyste, le cytoplasme du pôle externe est parsemé d'une poussière de mitochondries ponctiformes sensiblement plus fines que celles de l'extrémité interne.

Bien que les cellules du bourrelet pré-terminal soient plus étirées que les cellules apicales, leurs chondriocontes sont plus courts et les mitochondries ponctiformes plus nombreuses. Au cours de la différenciation des cellules épithéliales, frontales et basales, les chondriocontes deviennent plus courts et tendent à disparaître au profit des mitochondries ponctiformes; ils ont pratiquement disparu dans la région moyenne du bourgeon.

Inclusions lipidiques et Golgi.

Bien que l'abondance des lipides osmiophiles dans les tissus embryonnaires du bourgeon gêne la détection et l'analyse du système golgien, on peut mettre en évidence, par la méthode de Nassonov-Kolatchev, certaines formations osmiophiles dont la

localisation intracellulaire est constante et dont l'évolution est continue d'un bout à l'autre du bourgeon.

C'est dans les cellules palissadiques apicales que la charge osmiophile est la plus faible (fig. 6, 1). Quelques globules noirs sont dispersés dans le territoire basophile, plus nombreux et groupés à l'extrémité interne de la cellule. A fort grossissement ces globules montrent une structure hétérogène, croissants noirs englobant une lunule grise ou incolore ou encore couronnées de fines granulations. Au pôle externe de la cellule, une poussière noirâtre borde l'ectocyste et se montre constituée, à fort grossissement, par de petites plages grises de dimensions et de formes variables serties d'un anneau noir irrégulier.

Au cours de la différenciation l'évolution des inclusions osmiophiles n'est pas la même dans l'épithélium basal et dans l'épithélium frontal :

Dans chaque cellule du bourrelet préterminal se trouve à l'emplacement de la plage Muci-carmin positive une formation unique, Golgi caractérisé, qui n'est pas révélée dans les cellules apicales : réseau à peu près sphérique, de 3 μ . de diamètre environ, composé de grains noirs ressortant sur un fond grisâtre et réunis entre eux par des chaînes de granulations secondaires (fig. 6, 2). Au pôle interne l'on assiste à la concentration progressive de globules osmiophiles de plus en plus volumineux.

Au-delà du bourrelet pré-terminal, les globules osmiophiles restent groupés entre le noyau et le bord interne des cellules épithéliales basales où ils forment d'abord un conglomerat massif (fig. 6, 4). Dans la région moyenne du bourgeon ce conglomerat évolue et acquiert un aspect golgien, groupe de globules volumineux et de croissants disposés autour d'un espace incolore qui tranche sur la teinte rose du colorant de fond (fig. 6, 5). Chaque cellule renferme ainsi une formation unique où sont regroupées sous le noyau les inclusions osmiophiles les plus importantes.

Dans les cellules épithéliales frontales, les globules osmiophiles grossissent et envahissent tout le cytoplasme, encadrant le noyau sans qu'apparaisse dans une région déterminée de la cellule un système organisé (fig. 6, 3). La poussière golgienne du pôle externe disparaît sur la face basale dès le bourrelet pré-terminal; sur la face frontale au contraire elle s'épaissit.

L'ectocyste.

Au sommet du bourgeon, l'ectocyste est mince, transparent et fragile; il se renforce progressivement à mesure que l'on

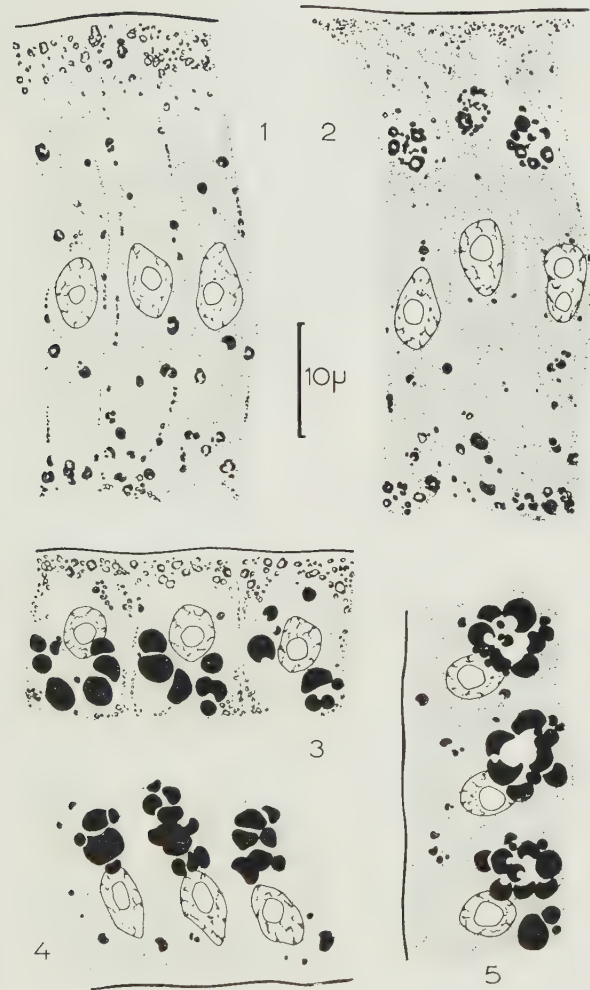


FIG. 6.

Evolution du système golgien et des inclusions osmiophiles dans les cellules épithéliales du bourgeon. (Nassonov-Kolatchev, imprégnation osmique de 4 jours; chambre claire; différents niveaux d'un même bourgeon d'après une coupe sagittale.)

- 1 : cellules palissadiques apicales;
- 2 : cellules du bourrelet pré-terminal basal;
- 3 : tiers moyen du bourgeon, épithélium frontal;
- 4 : épithélium basal, même niveau;
- 5 : épithélium basal, moitié proximale du bourgeon.

s'en éloigne. L'imprégnation calcaïque commence dans la région moyenne du bourgeon par un premier dépôt, d'abord limité aux parois latérales, de granulations calcaires où l'on ne reconnaît pas encore de formes cristallines. Les figures cristallines se développeront plus tard au niveau des premières zoécies fonctionnelles.

L'adhérence à l'ectocyste des cellules palissadiques apicales est très faible. Il suffit de laisser quelques instants la colonie hors de l'eau pour provoquer la rétraction et le décollement de l'épithélium au sommet du bourgeon. Si l'émersion ne dépasse pas dix minutes, l'épithélium reprend contact avec l'ectocyste dès que l'on remet le sujet dans l'eau et la croissance se poursuit normalement sans qu'aucune lésion puisse être détectée.

Il n'existe aucun organe d'échange entre le Bryozoaire et le thalle de la Laminare. Sur les préparations histologiques, on remarque simplement que l'ectocyste de la face basale épouse étroitement tous les accidents de la cuticule végétale et remplit chaque dépression, chaque anfractuosité du thalle, formant de multiples et minuscules apophyses qui jouent vraisemblablement le rôle de crampons. Ces irrégularités suffisent à expliquer l'adhérence de la colonie au substrat naturel, adhérence qui devient beaucoup moins forte sur les supports artificiels lisses, lames de verre ou de métal.

L'ectocyste possède les affinités tinctoriales des mucines : il est légèrement métachromatique, A.P.S. positif, il se colore franchement par le Bleu Alcyan et le Muci-carmin de Mayer et, d'une façon générale, prend les colorants de fond. Une pellicule superficielle se colore plus intensément dans la même gamme de tons.

La présence de chitine a été mise en évidence par le test de la chitosane selon CAMPBELL (1929) et RICHARDS (1951). La présence de chitine dans l'exosquelette des Bryozoaires a déjà été démontrée par WESTER (1910), SCHULZ (1924) et plus récemment par HYMAN (1958) qui l'a retrouvée chez la plupart des grandes familles d'Ectoproctes.

DISCUSSION.

Les cellules palissadiques apicales, par leur situation même, par leur basophilie et par leur richesse en ribonucléines, par le volume relativement faible et par la dispersion de leurs inclusions lipidiques, représentent le stade embryonnaire le plus précoc de l'épithélium.

D'un autre côté, elles sont caractérisées par la spécialisation de certaines structures intracellulaires, plateau basophile net et enclave du pôle externe, et par le partage de leur activité élaboratrice entre les deux pôles opposés de la cellule, au niveau de deux foyers distincts de mitochondries ponctiformes.

A l'extrémité externe de la cellule s'accumule sous forme diffuse une substance qui possède comme l'ectocyste certaines affinités tinctoriales des mucopolysaccharides acides, et à laquelle se mêlent des granulations ribonucléiques et des grains de sécrétion. Une couche fluide de mucopolysaccharides acides caractérisés se dépose en permanence contre la face épithéliale, interne, de l'ectocyste sécrété par l'épithélium.

A l'extrémité interne de la cellule, on observe une accumulation de lipides osmiophiles et de grains de sécrétion argentaffines : cette concentration des grains de sécrétion à l'une des extrémités cellulaires pourrait indiquer son épanchement vers le peritoneum ou la cavité générale; mais on n'observe jamais de figures de libération. Par contre, la recrudescence localisée des mitochondries ponctiformes pourrait indiquer un centre d'élaboration, les grains étant, à partir de celui-ci, dispersés dans tout le cytoplasme en direction de l'ectocyste.

L'étalement et la différenciation des cellules épithéliales s'accompagnent d'une transformation de leur activité élaboratrice, progressive sur la face frontale, plus rapide sur la face basale : disparition de la sécrétion argentaffine, accentuation de la sécrétion A.P.S. positive, effacement du plateau de sécrétion et de l'enclave muqueuse du pôle externe, uniformisation du cytoplasme, du chondriome et de la répartition des grains de sécrétion, évolution du système golgien et élaboration active de lipides osmiophiles.

Le groupe des cellules palissadiques apicales, particulièrement hautes et caractérisées à la fois par certaines structures cytologiques propres et par une hypersécrétion de mucopolysaccharides localisée au pôle externe, apparaît comme une sorte d'organe spécialisé dans l'élaboration des couches primaires de l'ectocyste.

I. 2. — LE PERITONEUM.

A l'extrémité apicale du bourgeon, les deux couches fondamentales du peritoneum embryonnaire n'ont pas encore acquis leurs caractères distinctifs et sont confondues en un réseau indifférencié de cellules étoilées qui tapissent le cul-de-sac terminal de la cavité générale (fig. 7, 1). Le pôle interne des cellules épithéliales palissadiques présente généralement sur les préparations histologiques quelques prolongements cytoplasmiques effilés qui viennent se perdre parmi les terminaisons des cellules péritonéales indifférenciées.

Après les fixateurs alcooliques (Dubosq-Brasil, Carnoy) on observe un certain clivage du réseau indifférencié apical séparant une strate profonde de cellules aplaties contre l'épithélium et une strate un peu différente de cellules étoilées bordant la lumière de la cavité générale. Après les fixateurs aqueux, picriqués, chromés ou chromo-osmiques, les cellules des deux strates sont semblables et seule leur situation contre l'épithélium ou vers la cavité générale permet de reconnaître encore deux épaisseurs cellulaires superposées.

Le cytoplasme des cellules étoilées terminales, moins basophile et moins pyroninophile que celui des cellules épithéliales, renferme des globules lipidiques et des granulations A.P.S. positives de dimensions inégales. Ces granulations, réfractaires à la digestion salivaire comme aux colorants des mucopolysaccharides acides, sont éparses, groupées, ou alignées le long des trabécules cytoplasmiques qui unissent les cellules étoilées entre elles ou au pôle interne des cellules épithéliales.

D'après CALVET (1900), le « mésenchyme » du bourgeon aurait pour origine, au moins chez la Bugule, la migration vers la cavité générale d'éléments issus de la division des cellules épithéliales terminales. Il ne semble pas qu'un tel processus intervienne chez *M. membranacea* où toutes les couches cellulaires de la paroi sont déjà représentées à l'extrême pointe du bourgeon géant, où les mitoses sont très fréquentes parmi les cellules des deux couches péritonéales et où l'on n'observe aucune figure de migration, aucune forme de transition entre les cellules épithéliales apicales et les cellules péritonéales.

I. 2. 1. — LA PREMIÈRE COUCHE DU PERITONEUM.

A partir du bourrelet pré-terminal basal, c'est-à-dire très près du sommet, les deux strates du peritoneum deviennent distinctes

et montrent une évolution cytologique différente : les cellules qui bordent l'épithélium deviennent fusiformes. Elles s'étirent dans le sens de l'allongement du bourgeon, formant contre l'épithélium un mince tapis de cordons parallèles étroits renflés de place en place par les noyaux (fig. 4). Ceux-ci sont oblongs et renferment soit un gros nucléole dont la forme traduit l'étirement orienté des structures cellulaires, soit deux nucléoles situés aux deux pôles du noyau. Cette dernière figure, fréquente et caractéristique, permet de distinguer sur le vivant les cellules de la première couche du péritoneum des autres éléments pariétaux. Les inclusions lipidiques, dont les plus importantes occupent toute la section transversale de la cellule, s'alignent en chapelets linéaires de part et d'autre du noyau. Des granulations A.P.S. positives, toujours assez fines, persistent dans le cytoplasme.

La première couche du péritoneum est continue et parfaitement nette sur les parois basale et latérales du bourgeon après coloration par les laques d'hématoxyline. Elle est plus difficile à distinguer sur la paroi frontale, plus mince, où ses éléments plus espacés adhèrent plus étroitement à l'épithélium.

I. 2. 2. — LA DEUXIÈME COUCHE DU PÉRITONEUM. FORMATION DES CELLULES VÉSICULAIRES.

Les cellules de la deuxième couche du péritoneum sont rapidement envahies par des inclusions A.P.S. positives et par des globules lipidiques qui compriment et déforment le noyau, de plus en plus volumineux à mesure que l'on s'éloigne du sommet du bourgeon (fig. 7, 2).

Les globules lipidiques sont osmiophiles, électivement colorés par le Bleu B.Z.L., le Noir Soudan ou l'Ecarlate R (Scarlach). Dans l'ensemble plus volumineux que ceux de la première couche du péritoneum, ils s'accumulent irrégulièrement entre les inclusions A.P.S. positives et autour de celles-ci.

Les inclusions A.P.S. positives, de dimensions très variables, vont des simples granules visibles à l'immersion aux formations globuleuses de plusieurs μ . de diamètre. Elles ont l'apparence de grosses gouttes figées homogènes, sans structure interne à l'exception toutefois d'une certaine zonation concentrique après coloration à l'Azan. Les plus importantes présentent à leur périphérie des facettes aplaties, des lunules déprimées aux points où elles sont en contact avec le noyau, avec des globules lipidiques

ou d'autres inclusions de même nature. Ce moulage des formes adjacentes dénote une certaine fluidité que confirment par ailleurs des figures de confluence surtout fréquentes dans la région proximale du bourgeon où s'accroît l'étalement de la paroi.

Elles prennent avec le Schiff, après oxydation périodique, une teinte rouge éclatante et uniforme. Elles résistent à la digestion salivaire; d'ailleurs une telle accumulation de réserves glycogéniques dans un tissu embryonnaire était peu vraisemblable. Sur les préparations témoins exposées au Schiff sans oxydation préalable, elles prennent une teinte rose qui dénote un fort pouvoir réducteur. Elles ne sont pas métachromatiques et sont réfractaires aux colorants des mucopolysaccharides acides, Bleu Alcyan et Muci-carmin de Mayer.

Soumises au contrôle de l'acétylation réversible, selon Mac Manus et Cason, les inclusions A.P.S. positives ne sont pas colorées par le Schiff après séjour dans le bain d'acétylation pyridine-anhydride acétique; elles ne sont pas dissoutes par la pyridine pure; après acétylation suivie de saponification, leur couleur rouge réapparaît. L'ensemble de ces réactions caractérise les polysaccharides.

Cependant, elles donnent une réaction positive aux colorations signalétiques des protéines de Salazar et de Hartig-Zaccharias. La réaction de Millon, selon Pollister, est franchement positive, assez intense même, et indique que des acides aminés entrent dans leur composition. Les réactions d'Adams et de Chèvremont-Frédéricq sont négatives : la couleur verte obtenue persiste sur les témoins dont les fonctions —SH éventuelles ont été bloquées par séjour dans une solution saturée de sublimé; elles n'indiquent qu'une fonction réductrice, déjà révélée par le Schiff employé sans oxydation préalable.

La réaction du Biuret, l'azoréaction, les réactions argentaffine et chromaffine sont négatives.

Les inclusions de la deuxième couche du peritoneum embryonnaire seraient donc composées soit d'un complexe glycoprotidiques, soit d'un mélange de polysaccharides non muqueux et de protides.

A la surface de la deuxième couche du peritoneum se trouvent encore des anfractuosités remplies d'une substance donnant une métachromasie rouge au Bleu de Toluidine et colorée par le Bleu Alcyan et le Muci-carmin.

Du sommet du bourgeon au premier septum transversal, l'évolution va d'abord dans le sens d'un épaississement du tissu par

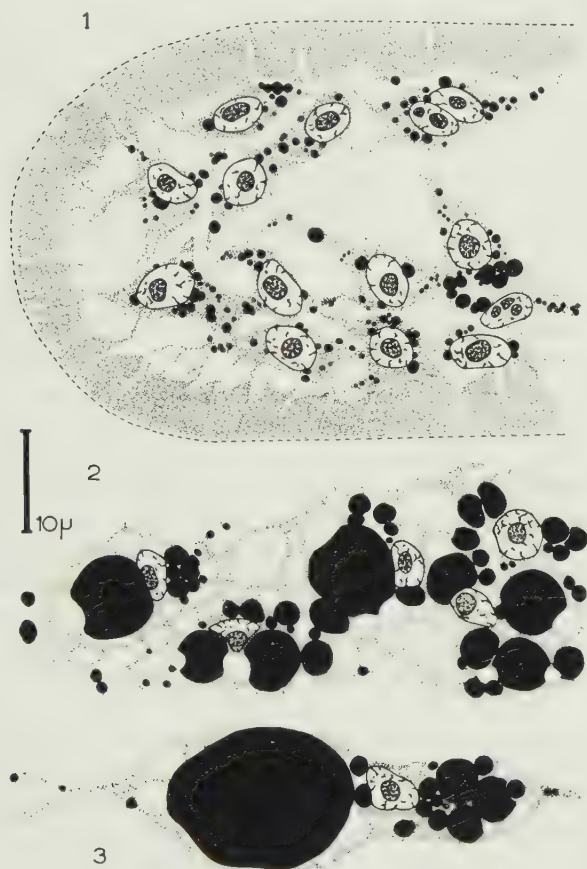


FIG. 7.

Evolution des inclusions A.P.S. positives de la deuxième couche de peritoneum, du sommet du bourgeon à la première loge en formation. (Coupes sagittales. Hématoxyline de Groat-A.P.S., chambre claire; les inclusions A.P.S. positives sont représentées en noir.)

- 1 : réseau indifférencié apical (les cellules épithéliales ne sont représentées que par leur extrémité interne);
- 2 : abondance des inclusions dans la région moyenne du bourgeon;
- 3 : formation d'une cellule vésiculaire.

augmentation en nombre et en volume des inclusions lipidiques et A.P.S. positives. Il semble même que la deuxième couche du peritoneum, primitivement unicellulaire, puisse comporter deux

épaisseurs cellulaires dans la région moyenne du bourgeon, au moins sur la face basale où elle est toujours plus développée que sur la face frontale.

Dans la région proximale du bourgeon, l'étalement de la paroi devient plus sensible et affecte le peritoneum : les cellules à inclusions subissent un étirement longitudinal qui aboutit au regroupement et à la confluence des gouttelettes A.P.S. positives en énormes vésicules sphériques ou oblongues dont le diamètre peut dépasser 20 μ . La figure 7, 3, montre une étape de ce processus : la cellule qu'elle représente, située sur la paroi basale à proximité de la cloison transversale qui limite le bourgeon, est en grande partie occupée par une importante vésicule homogène; de l'autre côté du noyau, un conglomerat secondaire regroupe quelques inclusions de petite taille incomplètement fusionnées; les globules lipidiques sont repoussés à la périphérie des formations A.P.S. positives; les extrémités étirées de la cellule rejoignent les terminaisons cytoplasmiques des éléments voisins. Au cours des dernières étapes de la différenciation pariétale, la deuxième couche du peritoneum, qui formait jusque-là une doublure continue, se dissocie en cellules vésiculaires individualisées de place en place. Chaque cellule vésiculaire est constituée d'une vésicule le plus souvent unique, généralement sphérique, enfermée dans un film cytoplasmique, entourée d'une couronne de globules lipidiques, flanquée d'un noyau comprimé, repoussé sur le côté dans une plage cytoplasmique résiduelle.

Sur le vivant, la vésicule est incolore, légèrement opalescente et translucide (Pl. II, 5). Elle prend faiblement les colorants vitaux, Rouge neutre ou Bleu de Crésyl. Elle contient souvent un ou plusieurs granules intensément colorés par les colorants vitaux, agités d'un mouvement perpétuel et susceptibles de se déplacer à l'intérieur de la vésicule. La cellule vésiculaire n'est pas libre dans la cavité générale, mais reliée aux travées funiculaires, au mésenchyme pariétal ou aux autres cellules vésiculaires par des trabécules cytoplasmiques. Il arrive parfois que la vésicule ne soit pas tout à fait homogène et présente des compartiments internes comme si elle était formée de plusieurs inclusions incomplètement fusionnées (Pl. II, 6).

Dans les jeunes loges récemment formées, dont l'ébauche polypidienne est encore au début de son développement, les cellules vésiculaires sont très nombreuses (Pl. II, 4). Elles sont surtout abondantes contre les parois basale et latérales de la

loge et relativement clairsemées sur la paroi frontale. Cette répartition découle directement de l'épaisseur relative de la deuxième couche du péritoneum embryonnaire sur les différentes faces du bourgeon. Quelques-unes convergent autour de la vésicule poly-pidienne. D'autres sont groupées aux quatre angles de la loge, à proximité des cloisons transversales.

Au cours de l'organisation de la loge et du développement du polypide, les cellules vésiculaires deviennent moins nombreuses, comme si elles étaient consommées ou détruites pendant l'organogénèse. Il en reste généralement quelques-unes dans les zoécies fonctionnelles. Dans les régions âgées de la colonie, elles ont pratiquement disparu. Elles ont aussi tendance à se raréfier chez les animaux conservés en aquarium. D'après une comparaison portant sur une centaine d'exemplaires d'élevage, il semble qu'une relation existe entre la richesse en cellules vésiculaires de chaque individu et le rythme de sa prolifération ou sa résistance aux conditions défavorables de l'aquarium, entre la dimension de la bordure laiteuse et la concentration des cellules vésiculaires dans les jeunes loges de la zone d'accroissement.

Les cellules vésiculaires sont les seuls éléments de la paroi cystidienne qui puissent être rapprochés des « leucocytes vésiculaires » décrits par CALVET et que celui-ci considérait comme l'un des éléments fondamentaux du cystide et de la cavité générale chez les Ectoproctes. Je les ai comparés sur le vivant aux « leucocytes vésiculaires » de la Bugule et de quelques autres Chlostomes étudiés par CALVET. Sans avoir pu en établir l'homologie avec certitude, je pense qu'il s'agit d'éléments très voisins. Les cellules vésiculaires sphériques de *M. membranacea* se rapprochent de la description de CALVET par leur structure, leur répartition et la présence à l'intérieur de granules agités d'un mouvement brownien. Elles s'en éloignent par l'absence de réticule cytoplasmique interne, par leur bonne conservation par les fixateurs et par l'absence de formations plurilobées.

D'après leurs affinités histochimiques et leur association constante avec les formations lipidiques les plus massives de la paroi cystidienne, d'après leur abondance dans les tissus embryonnaires du bourgeon et leur disparition progressive au cours de l'organisation de la loge, d'après la concordance qui existe entre l'activité de la colonie et sa richesse en cellules vésiculaires, les vésicules et les inclusions A.P.S. positives seraient des matériaux de réserve. La deuxième couche du péritoneum aurait le

rôle d'un tissu d'accumulation où seraient emmagasinées sous forme figurée les réserves protéiques, glucidiques et lipidiques transmises par les zoécies fonctionnelles à l'extrémité active de la lignée zoéciale. Avec chaque nouvelle cloison transversale, une partie de ces réserves serait redistribuée à chaque nouvelle loge et consommée au cours de son organisation.

I. 2. 3. — LES CELLULES A SPHÉRULES RÉFRINGENTES.

Les cellules à sphérules réfringentes sont connues chez tous les Bryozoaires Gymnolémides. CALVET les avait désignées sous le nom de « leucocytes sphérulaires » en tant qu'éléments libres baignant dans le liquide de la cavité générale. Des cellules semblables ont été décrites par BOBIN et PRENANT chez *Alcyonidium gelatinosum* (Linné) (1957) sous le nom de cellules morulaires, qui ne préjuge pas de leur fonction physiologique. Mais comme l'homologie des cellules à sphérules réfringentes d'un genre à l'autre, et moins encore d'un groupe à l'autre, n'a pas été établie, et comme leur rôle n'a pas été élucidé, je conserverai ici provisoirement le terme général et classique de leucocyte sphérulaire.

Observé sur le vivant, dans une zoécie fonctionnelle de *M. membranacea*, un leucocyte sphérulaire se présente comme une grappe arrondie de sphérules naturellement incolores, réfractaires aux colorants vitaux, groupées autour d'un noyau et retenues dans un filet cytoplasmique fragile. Le nombre des sphérules, très variable, est couramment de l'ordre de la centaine. Le diamètre des sphérules est inégal dans une même cellule et pour les plus grosses peut atteindre 3 μ .

Il semble que les leucocytes sphérulaires ne soient pas libres dans la cavité générale à l'état sain. Ils paraissent reliés par de fins prolongements cytoplasmiques au réseau mésenchymateux pariétal, aux funicules et travées funiculaires qui traversent la cavité générale. L'on en trouve généralement quelques-uns accolés à la gaine tentaculaire où à l'enveloppe péritonéale du polypide. Dans les zoécies fonctionnelles, la plus grande partie d'entre eux est groupée contre les parois latérales ou contre les cloisons transversales. Ils sont toujours rares et clairsemés sur les parois frontale et basale de la loge.

Les leucocytes sphérulaires sont fragiles. Au niveau du bourgeon où ils sont très nombreux, il suffit d'un léger choc pour les libérer dans la cavité générale ou pour provoquer la disper-

sion des sphérules. L'emploi en observation microscopique du miroir concave, qui concentre les rayons lumineux, provoque leur éclatement brutal et presque immédiat.

Cinématographiés en accéléré, les leucocytes sphérulaires ne sont pas immobiles. Ils peuvent se déplacer le long des travées funiculaires et des travées latérales. Les sphérules sont constamment agitées d'un mouvement désordonné, tournant sur elles-mêmes, pivotant les unes autour des autres ou autour du noyau. Sur l'une des séquences, nous avons pu observer la réduction progressive d'un leucocyte sphérulaire glissant le long d'une gaine tentaculaire embryonnaire.

Dans le bourgeon, ils sont innombrables, à l'exception de la région tout à fait apicale qui en est dépourvue. On note un fort pourcentage de stades jeunes caractérisés par un nombre restreint de sphérules et par l'importance du cytoplasme (Pl. II, 2). Dans les zoécies fonctionnelles, la forme générale de la grappe est sphérique. Dans certaines colonies les leucocytes sphérulaires du bourgeon ont une forme allongée. Ces deux formes ne correspondent pas à deux variétés de l'espèce, car elles peuvent coexister dans une même colonie. Il semble que la forme allongée domine surtout dans les colonies à croissance très rapide.

Sur les coupes histologiques du bourgeon les leucocytes sphérulaires, appliqués contre la deuxième couche du péritoneum, couvrent toute la surface interne de la paroi. Chaque leucocyte sphérulaire est constitué d'un territoire cytoplasmique central, compact, basophile et pyroninophile, qui renferme toujours le noyau. Celui-ci est sphérique, plus chromatique et plus gros que celui des cellules fusiformes et des cellules à inclusions du péritoneum. Après la plupart des fixateurs, le territoire cytoplasmique périnucléaire est adossé contre les cellules à inclusions sous-jacentes, les sphérules étant groupées à la périphérie du côté de la cavité générale. Des trabécules cytoplasmiques prolongent le territoire périnucléaire et longent le péritoneum; il est difficile de déterminer si ces prolongements rejoignent ceux des leucocytes sphérulaires voisins ou s'ils viennent se perdre parmi les cellules à inclusions. Entre les sphérules persistent des bribes du réticule cytoplasmique qui sur le vivant maintient la cohésion de la grappe sphérulaire et qui, sur matériel fixé, est toujours rompu et partiellement détruit.

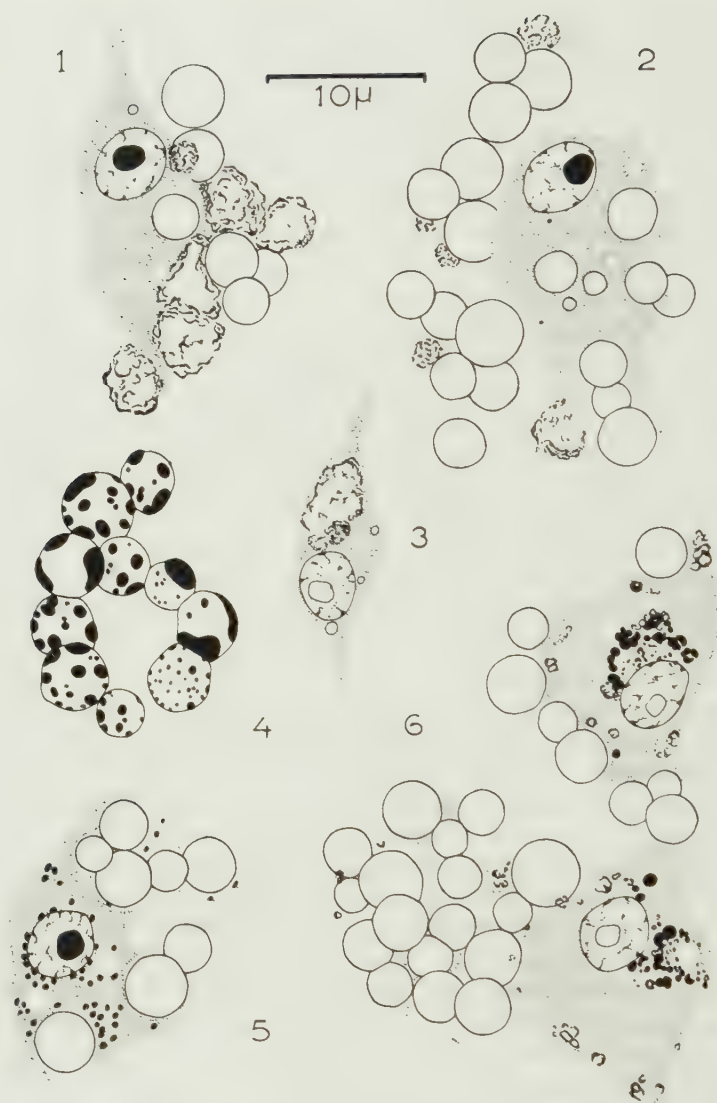


FIG. 8.

Cellules à sphérules réfringentes : jeunes stades du bourgeon. (Chambre claire.)

- 1 : inclusions métachromatiques;
- 2 : formation de sphérules dans le cytoplasme périnucléaire;
- 3 : petite cellule à inclusion métachromatique du peritoneum apical du bourgeon;
- 4 : attaque des sphérules par les colorations mitochondriales;
- 5 : mitochondries;
- 6 : Golgi.

Formation des sphérules.

Les sphérules se forment dans des vacuoles du cytoplasme périnucléaire (fig. 8, 2). Dans les vacuoles les plus petites se trouve un simple granule central. D'autres plus importantes contiennent une sphère aux contours imprécis qui n'a pas encore les affinités tinctoriales des sphérules. Des sphérules de taille et de colorabilité normale ne sont plus séparées de la grappe périphérique que par une mince bande cytoplasmique. Le territoire périnucléaire doit son contour irrégulier, sur le vivant comme sur matériel fixé, à une bordure d'alvéoles plus ou moins profondes où sont partiellement encastrées des sphérules qui appartiennent à la grappe périphérique.

Lorsque plusieurs sphérules se forment à proximité les unes des autres, toute une région du cytoplasme périnucléaire est envahie et dissociée par le développement des vacuoles à l'intérieur desquelles elles sont élaborées. Le résidu cytoplasmique intervacuolaire fournit probablement le réticule cytoplasmique de la grappe périphérique. Dans les stades jeunes du bourgeon (Pl. II, 2), le territoire périnucléaire est massif et les sphérules sont encore peu nombreuses. Dans les zoécies fonctionnelles, les stades jeunes sont moins abondants et la plupart des leucocytes sphérulaires ont un cytoplasme périnucléaire réduit, comme s'il avait été usé par l'élaboration des sphérules.

Chondriome et Golgi.

Le chondriome est ponctiforme. Les mitochondries sont petites et régulières. Elles sont très abondantes dans le cytoplasme périnucléaire, surtout concentrées autour du noyau. Une couronne de mitochondries borde les principales vacuoles sphérulaires. Quelques-unes sont dispersées entre les sphérules (fig. 8, 5).

Après coloration par la Fuchsine d'Altmann ou par le Benda, il arrive que les sphérules soient attaquées : des gouttelettes, lunules ou replis intensément colorés par le colorant mitochondrial se détachent en relief sur le globe diffus et affaissé de la sphérule (fig. 8, 4). L'ensemble évoque une figure de démixion. Ce phénomène n'a été observé qu'après les colorations mitochondriales et se produit aussi bien sur Regaud post-chromisé que sur les fixateurs chromo-osmiques. Il semble donc plutôt lié aux techniques de coloration qu'au liquide fixateur. Fuchsine d'Altmann et Benda ont deux points communs, le chauffage des préparations et l'emploi d'eau anilinée. La dissociation des sphéru-

les n'a pas été obtenue par simple chauffage des coupes dans l'eau distillée ou dans l'eau anilinée.

Par la technique de Nassonov-Kolatchev, on révèle dans chaque leucocyte sphérulaire une formation golgienne aussi importante que le noyau et toujours située contre celui-ci : réseau de globules osmiophiles unis par des chaînes de granulations plus fines, apparaissant en noir sur un fond grisâtre (fig. 8, 6). Quelques dictyosomes bordent le cytoplasme périnucléaire ou sont dispersés entre les sphérules.

Nature des sphérules.

On ignore la nature des sphérules. On les considère généralement comme protéiques. Elles sont A.P.S. négatives; elles ne sont pas osmiophiles et ne sont pas attaquées par les alcools ou l'acétone; elles sont réfractaires aux colorants spécifiques des lipides.

Elles sont également réfractaires à la plupart des colorations caractérisant les protéines : Salazar, Hartig-Zaccharias, Adams ou Chèvremont-Frédéricq, Biuret, Azoréaction, réactions argentaffine et chromaffine. Seule la réaction de Millon est franchement positive aussi bien sur coupes que sur préparations entières.

La recherche des groupes indols et des déchets du métabolisme n'a pas été faite.

Métachromasie des leucocytes sphérulaires.

Presque toutes les cellules sphérulaires du bourgeon présentent à la périphérie du territoire cytoplasmique périnucléaire des anfractuosités remplies d'une substance qui donne au Bleu de Toluidine selon Lison une métachromasie rouge intense, les sphérules se colorant en vert pâle. Ces poches métachromatiques, très semblables à celles que l'on observe à la surface interne de la deuxième couche du péritoneum, sont électivement colorées par l'A.P.S., le Bleu Alcyan, le Muci-carmin de Mayer; elles sont réfractaires à toute coloration histochimique autre que celles qui caractérisent les mucopolysaccharides acides. La plupart s'ouvrent vers la cavité générale; or le liquide de la cavité générale présente les mêmes affinités tinctoriales et comprend une forte proportion de mucines. Quelques enclaves métachromatiques sont enfermées entre les sphérules et surtout entre le cytoplasme périnucléaire et les sphérules (fig. 8, 1). Il ne s'agit pas d'un dépôt artificiel du liquide de la cavité générale dans des alvéoles péri-

phériques laissées béantes par la libération de sphérules au moment de la fixation, car une partie de ces enclaves métachromatiques paraissent bien être intracellulaires.

Sur les préparations entières d'exemplaires élevés sur lamelles de verre, colorés au Bleu de Toluidine, les enclaves métachromatiques des leucocytes sphérulaires sont particulièrement nettes et l'on peut s'assurer que, si une partie d'entre elles sont périphériques, d'autres sont entièrement enfermées dans la grappe sphérulaire (Pl. II, 3). Elles sont surtout fréquentes dans les stades jeunes du bourgeon, mais existent également dans les leucocytes sphérulaires des zoécies fonctionnelles. A fort grossissement, sur le vivant, leur aspect mat permet de les distinguer parfois des sphérules environnantes.

Dans la fraction tout à fait apicale du bourgeon, dépourvue de leucocytes sphérulaires, on trouve à leur place, à la surface du réseau indifférencié terminal, de petites cellules fusiformes renfermant de grosses enclaves métachromatiques (fig. 8, 3). Il existe aussi quelquefois des formes de transition où dominent les enclaves métachromatiques mais où le cytoplasme contient aussi quelques sphérules de petite taille.

Les cellules à sphérules réfringentes auraient une fonction mucocyte et joueraient ainsi un rôle dans l'élaboration du liquide de la cavité générale.

Origine des leucocytes sphérulaires.

BOBIN et PRENANT, après CALVET, considéraient les cellules à sphérules réfringentes comme une dépendance du système mésenchymateux. Chez *M. membranacea* les mitoses sont très fréquentes parmi les cellules à inclusions et les cellules fusiformes du peritoneum embryonnaire du bourgeon. Par contre, sur les préparations histologiques, on ne rencontre jamais de divisions cellulaires parmi les leucocytes sphérulaires, jamais de figures pouvant être rapportées à une multiplication amitotique. Or la densité de leur population et la forte proportion de stades jeunes impliquent qu'il s'en forme sans cesse au niveau du bourgeon. Ils sont donc obligatoirement dérivés d'une autre catégorie cellulaire et plus précisément de la deuxième couche du peritoneum contre laquelle ils sont appliqués et dont ils se rapprochent par leurs inclusions métachromatiques.

La formation de nouveaux leucocytes sphérulaires n'est pas localisée au bourgeon. Il s'en forme également dans les zoécies fonctionnelles, même dans les régions les plus âgées de la colo-

nie. Leur abondance est généralement le signe d'une grande activité prolifératrice. Les colonies d'hiver, épuisées, et les régions anciennes des colonies saines en sont pauvres. La reprise de la croissance au printemps, la formation des zoécies en tour, la cicatrisation des régions déchirées et la régénération s'accompagnent toujours d'une recrudescence des leucocytes sphérulaires. Comme les cellules vésiculaires, ils ont tendance à se raréfier chez les sujets d'élevage.

I. 2. 4. — DISCUSSION.

Le peritoneum pariétal du bourgeon, au point origine, c'est-à-dire au niveau du réseau indifférencié terminal, comprend deux épaisseurs cellulaires dont l'évolution cytologique ultérieure sera différente. L'on en a déduit ici l'existence de deux couches péritonéales fondamentales, les leucocytes sphérulaires étant une dépendance de la couche péritonéale la plus interne.

La similitude des deux couches cellulaires au niveau du réseau indifférencié apical et le fait que la différence essentielle entre les deux couches péritonéales dans la région moyenne du bourgeon, réside dans le développement inégal des inclusions lipidiques et surtout A.P.S. positives, suggère une interprétation un peu différente :

Il y aurait non pas deux couches fondamentalement distinctes, mais une évolution de l'activité physiologique des cellules de différentes strates superposées. Dans les cellules fusiformes, enfermées entre l'épithélium et les strates superficielles, se développent seulement les inclusions lipidiques; les inclusions A.P.S. positives sont réduites à quelques granulations fines et dispersées. Dans la strate suivante s'accumulent des réserves protéo-glucidiques et l'élaboration des lipides s'intensifie. En surface apparaît une fonction mucocyte supplémentaire, ou remplaçant d'autres inclusions. Enfin, dans les leucocytes sphérulaires, la fonction mucocyte persiste, mais les réserves disparaissent, remplacées par une structure protéique nouvelle, les sphérules.

CHAPITRE II.

II. — BOURGEONNEMENT ET ORGANISATION DES NOUVELLES LOGES.

II. 1. — ORGANISATION DU SYSTEME FUNICULAIRE ET DU RESEAU MESENCHYMATEUX PARIETAL.

A mesure que les bourgeons de la bordure laiteuse croissent et progressent le long du substrat, le cloisonnement transversal répété à intervalles réguliers en rétablit périodiquement la limite proximale. Chaque nouvelle loge est préparée, avant l'apparition du septum transversal qui l'individualisera, par l'éclaircissement de la région proximale du bourgeon prise entre la traction de celui-ci et la stabilité des loges déjà formées : évolution soudain plus rapide de la différenciation de la paroi qui correspond à la dernière phase de l'étalement épithélial et à une première ségrégation des éléments du peritoneum, prélude à l'organisation des funicules et du réseau mésenchymateux pariétal.

La différenciation du peritoneum a été suivie à l'aide de préparations entières d'exemplaires élevés sur substrat expérimental transparent, fixés et colorés dans la masse par le Carmin acétique ou aluné, par l'Hémalun de Masson ou par la coloration métachromatique de Lison au Bleu de Toluidine. Ces préparations permettent de suivre à la fois et sur tous les plans du sujet, de la fraction proximale éclaircie du bourgeon à la zoécie fonctionnelle, l'évolution et les rapports topographiques des divers tissus que révélait l'étude histologique : en surface, les grandes cellules épithéliales à larges noyaux aplatis; les cellules étirées de la première couche du peritoneum, reconnaissables à leurs chapelets de globules lipidiques et à leurs noyaux oblongs; les cellules de la deuxième couche du peritoneum, aux noyaux petits, déformés entre les inclusions vésiculaires.

II. 1. 1. — *Paroi basale.*

A la limite distale de la fraction éclaircie du bourgeon qui préfigure la future loge, la première couche du peritoneum se fissure en une série de fibres longitudinales d'abord parallèles (Pl. V, 1). La constriction progressive de la cloison inachevée qui limite le bourgeon rassemble les fibres basales en deux faisceaux longitudinaux reliés par quelques cellules fibriformes isolées, tendues obliquement : ces deux faisceaux représentent les ébauches des deux troncs funiculaires de la zoécie adulte. Le regroupement des fibres basales commence avec la fermeture de la cloison proximale de la future loge et s'achève avec la fermeture de la cloison suivante (Pl. V, 2).

Les cellules à inclusions de la deuxième couche du peritoneum s'étirent d'abord dans le sens longitudinal; c'est à ce stade qu'elles prennent forme et s'individualisent en cellules vésiculaires. Une partie des cellules vésiculaires s'associent superficiellement aux faisceaux funiculaires; dans les espaces intermédiaires, les autres, réunies en réseau par leurs prolongements cytoplasmiques, s'appliquent contre la paroi.

II. 1. 2. — *Paroi frontale.*

L'organisation de l'area frontale va être commandée par le développement de l'ébauche polypidienne portée par la cloison proximale de la loge et dont l'enveloppe péritonéale dérive directement du peritoneum pariétal.

Les fibres de la première couche du peritoneum, plus frêles et plus espacées que les fibres basales, convergent vers l'invagination polypidienne. A mesure que le bouton polypidien grossit et s'enfonce dans la cavité générale, il exerce sur la paroi frontale, par l'intermédiaire de l'enveloppe péritonéale, une traction qui aboutit à la formation d'une couronne péripolypidienne de fins tractus divergents (Pl. IV, 2).

L'un de ces tractus, médian, domine bientôt et s'étend le long de l'area frontale (Pl. IV, 3). Prolongeant directement l'enveloppe péritonéale du bourgeon polypidien, il s'enfonce à mesure que celui-ci augmente de volume : c'est l'ébauche de la gaine tentaculaire dont nous avons pu suivre cinématographiquement le développement complet (LUTAUD, 1959, a). Toutes les catégories cellulaires de la paroi, épithélium, cellules fibriformes, cellules à inclusions et cellules sphérulaires, participent à l'organisation de la gaine. L'enfoncement progressif de celle-ci exerce

sur la paroi frontale une traction qui contredit l'orientation longitudinale initiale des éléments du péritoneum et détermine leur orientation vers la ligne médiane dans la partie centrale de l'area frontale. En contre-coup, deux lignes latérales longitudinales se dessinent, qui coïncident avec le niveau des insertions frontales des futurs muscles pariéto-vaginaux. Nous retrouverons ces deux lignes latérales dans le réseau pariétal de la zoécie adulte (Chap. III, 1). La formation d'un éventail de fins tractus reliant l'extrémité de la gaine embryonnaire à la partie distale de l'area frontale entraîne l'orientation en demi-cercle des éléments de la future aire operculaire. Toute l'area frontale subit globalement les répercussions de l'organogénèse de la gaine; chaque nouvelle cloison transversale interrompt la continuité évolutive et introduit une saute de stade d'une loge à la suivante; il est difficile d'établir avec certitude l'évolution des différentes catégories cellulaires. Néanmoins on distingue dans le réseau pariétal frontal des jeunes loges inachevées :

1) des cellules chargées d'inclusions lipidiques, A.P.S. positives, ou métachromatiques, dérivées très certainement de la deuxième couche du péritoneum, clairsemées au centre de l'area frontale et plus nombreuses sur les flancs de la loge;

2) des cellules étoilées, de faible colorabilité, dépourvues d'inclusions A.P.S. positives ou métachromatiques, qui dérivent probablement, mais cela n'est pas absolument certain, des cellules fibriformes soumises au cours de l'organogénèse à des influences d'orientations contradictoires.

Sur la face frontale, les cellules de la première couche du péritoneum ne participent pas à la formation des deux troncs funiculaires, entièrement d'origine basale, et sont absorbées dans la formation de la gaine tentaculaire et du réseau pariétal.

II. 1. 3. — *Formation des ramifications funiculaires.*

A partir de la région proximale éclaircie du bourgeon sur les faces frontale, basale et latérales, apparaissent sous l'épithélium de petites nodosités formées d'un nombre restreint de cellules au cytoplasme réduit dépourvu d'inclusions, aux noyaux sphériques parmi lesquels les mitoses sont particulièrement fréquentes (Pl. V, 3).

D'après certaines figures où des nodosités composées de deux cellules arrondies paraissent être le résultat de la division d'une cellule fibriforme, et d'après leur destinée, il semble que ces nodo-

sités proviennent de la division répétée de cellules funiculaires. On en observe toute une série évolutive allant de la forme glomérulaire à la chaîne de cellules alignées à la suite les unes des autres. La série aboutit, par étirement orienté et en quelque sorte différé des cellules, à la formation d'une nouvelle fibre funiculaire.

Apparues au début de l'éclaircissement pariétal, très nombreuses dans les jeunes loges inachevées et absentes dans les zoécies adultes, ces nodosités paraissent jouer un rôle primordial dans l'organisation des ramifications funiculaires secondaires :

Au début de la différenciation du peritoneum, elles suivent l'orientation longitudinale des fibres funiculaires. A un stade plus avancé, un grand nombre d'entre elles s'étirent obliquement, établissant de nouvelles anastomoses entre les deux troncs funiculaires. D'autres joignent les ébauches des rosettes latérales aux troncs funiculaires; cette disposition est très caractéristique. On en trouve toujours une couronne autour de l'ébauche polypidienne avant que soit établie la connexion entre celle-ci et les troncs funiculaires.

Les parois frontale et basale du bourgeon, si leur structure est la même dans ses grandes lignes, diffèrent cependant par leur épaisseur respective et par l'abondance des inclusions accumulées dans le peritoneum. Au cours de la différenciation de la loge, l'évolution de la première couche du peritoneum n'est pas la même sur les faces basale et frontale : sur la paroi basale, les cellules fibriformes sont absorbées dans la formation des troncs funiculaires; sur la face frontale elles s'intègrent à la gaine tentaculaire et au réseau pariétal. Sur les deux faces, les cellules à inclusions de la deuxième couche du peritoneum participent au réseau pariétal. Nous verrons plus loin que le réseau pariétal frontal de la zoécie adulte sera en définitive beaucoup plus complexe que le réseau pariétal basal.

II. 2. — INDIVIDUALISATION DES LOGES. FORMATION DES CLOISONS TRANSVERSALES.

Chez les Gymnolémides, la cloison transversale qui sépare le bourgeon autozoécial de la zoécie ou du stolon dont il est issu se forme à partir d'une invagination circulaire de la paroi dont la lumière se rétrécit à la manière d'un diaphragme et dont l'oc-

clusion s'achève par l'organisation des rosettes, relais qui assurent d'une zoécie à la suivante la continuité des funicules. Chez les Chilostomes à croissance périphérique le cloisonnement est d'autant plus précoce que la prolifération est plus rapide; chez *M. membranacea* l'accélération de la croissance aboutit à la sécession périodique de la fraction proximale du bourgeon géant. L'étude histologique la plus récente du cas extrême de *M. membranacea* est celle d'AGATZ (1912) qui a décrit la formation de la cloison transversale à la base du bourgeon géant et l'apparition concomitante d'une ébauche polypidienne sur le bord frontal de l'invagination circulaire.

II. 2. 1. *Etude cinématographique de la formation des nouvelles loges.*

Nous avons filmé en accéléré la formation de nouvelles loges à l'arrière de la bordure laiteuse. Nous avons employé divers grossissements (obj. 1 × occ. 2, obj. imm. eau Leitz 16 et 8 × occ. 2 et 4), les plus faibles destinés à suivre l'ensemble des mouvements morphogénétiques, les plus forts à en préciser certains détails.

La planche III présente une suite de photographies extraites de l'une des séquences (obj. imm eau 16 × occ. 2) à intervalles réguliers correspondant à une demi-heure de prise de vue, les bourgeons observés ayant fourni cinq à six nouvelles loges en 24 heures.

A mesure que le bourgeon progresse et s'allonge, la zone d'éclaircissement pariétal gagne vers l'avant, de plus en plus nettement distincte de la masse opaque qui la précède. Des leucocytes sphérulaires s'égrènent et s'espacent dans le mouvement général d'étirement des tissus.

La limite distale de la région claire se précise petit à petit jusqu'au moment où elle apparaît soulignée par une ligne transversale sombre qui indique le début de l'invagination circulaire, marqué par un bref temps d'arrêt dans la progression régulière de l'éclaircissement pariétal. Cette ligne correspond aux ébauches marginales de l'invagination circulaire optiquement reliées par un bourrelet frontal médian qui représente le premier stade de l'ébauche polypidienne (Pl. III, 2).

Dans la nouvelle loge ainsi délimitée, mais dont l'élongation n'est pas terminée, on voit se dessiner les fibres funiculaires longitudinales; les leucocytes sphérulaires deviennent de plus en

plus clairsemés; les vésicules A.P.S. positives, jusque-là simples inclusions du péritoneum masquées par l'opacité de la paroi, se définissent, grossissent, confluent parfois, glissent et s'espacent le long des cordons funiculaires.

Le bourrelet polypidien se renfle en demi-lune pendant que l'anneau de l'invagination circulaire se complète comme l'indique une ombre apparue en profondeur sur la paroi basale. A mesure que la vésicule polypidienne grossit, s'arrondit et de ce fait s'enfonce dans la cavité générale en même temps que les bords internes de l'invagination circulaire, on assiste à la formation et à l'extension des tractus péripolypidiens dont nous avons vu le rôle dans l'organisation de l'area frontale.

La jeune loge s'allonge tant qu'une lumière persiste au centre de la nouvelle cloison qui la séparera du bourgeon. D'après quelques mesures relevées sur film, elle acquerrait encore environ 20 % de sa longueur définitive entre le début de l'invagination circulaire et la fermeture du septum transversal (comparer Pl. III, 1 et 6). La prise de vue révèle que la fermeture complète de la cloison coïncide avec l'arrêt de l'élongation de la loge et s'accompagne d'un mouvement de reflux des cellules sphérulaires et vésiculaires vers l'ébauche polypidienne portée par la cloison proximale antérieure.

Des leucocytes sphérulaires et des cellules vésiculaires franchissent la lumière béante de la cloison inachevée. A mesure que la fermeture du diaphragme transversal progresse, le passage devient plus lent et plus difficile; des cellules sphérulaires et vésiculaires viennent buter contre les bords internes de l'invagination circulaire; d'autres contribuent à en colmater la lumière centrale.

II. 2. 2. — *Rapports morphogénétiques de l'ébauche polypidienne et de la cloison transversale.*

A faible grossissement l'invagination circulaire et le bourgeon polypidien, au cours des premiers stades, paraissent confondus en un bourrelet transversal unique simplement renflé dans sa portion médiane. Cette impression est due à la confusion des plans et à la mise au point moyenne choisie pour la prise de vue. A fort grossissement (obj. imm. eau 8 × occ. 2 et 4), avec mise au point sur la face frontale, on voit que l'invagination circulaire commence à la base des parois latérales et que le bourrelet polypidien médian apparu simultanément en est indépendant à l'ori-

gine, le plus souvent situé un peu en avant des ébauches marginales qui l'encadrent. L'invagination circulaire se développe ensuite sur la paroi frontale en arrière du glomérule polypidien primaire et contre celui-ci.

Les préparations entières du bord de la colonie, plus précises que les images cinématographiques, confirment la présence à l'origine de deux ébauches distinctes. Elles montrent que les premières traces d'une nouvelle cloison apparaissent sur les parois latérales sous forme d'une paire de bourrelets épithéliaux à un stade bien précis de la différenciation pariétale : quelle que soit la dimension du bourgeon et la rapidité de sa prolifération, l'invagination circulaire commence au point et au moment où la différence d'épaisseur de la paroi est maxima de part et d'autre de la limite distale de la zone d'éclaircissement. Sur les faces frontale et basale, l'invagination circulaire est préparée de proche en proche par l'orientation convergente et l'élévation d'une étroite bande de cellules épithéliales.

Les premiers instants de l'invagination polypidienne, très rapides d'après certaines images cinématographiques, sont difficiles à saisir sur les préparations histologiques. D'après les préparations entières, il semble qu'il y ait d'abord une recrudescence localisée des mitoses parmi les cellules épithéliales frontales situées à la limite de la zone d'éclaircissement pariétal. Quelques cellules filles s'enfonceraient pour former une petite nodosité incluse entre l'épithélium et le péritoneum. Puis les cellules de ce glomérule polypidien se multiplient activement à leur tour et s'orientent concentriquement autour d'une cavité centrale dont l'importance va croissant.

Les coupes sagittales sériées montrent que le glomérule polypidien existe sous l'épithélium frontal avant que les ébauches marginales de l'invagination circulaire, visibles sur les coupes passant à proximité des parois latérales, n'aient atteint la région médiane de la paroi frontale (fig. 9, 1). La protubérance du glomérule polypidien dans la cavité générale repousse le péritoneum dont les cellules se modifient pour en constituer l'enveloppe péritonéale (fig. 9, 2 et 3). Les inclusions lipidiques et A.P.S. positives s'accumulent sur la face interne de l'enveloppe péritonéale dont le rôle nourricier au cours des premiers stades est vraisemblable.

Malgré une certaine marge de variation individuelle, où intervient probablement la rapidité de la prolifération, c'est à un stade déjà avancé de la vésicule polypidienne que l'anneau de l'invagination circulaire se referme en arrière de celle-ci : les

cellules épithéliales situées contre l'ébauche polypidienne s'élèvent, retournent à l'état cylindrique et font hernie dans la cavité générale (fig. 9, 2), début d'un pli simple, affectant épithélium et péritoneum, qui s'enfonce en doigt de gant à la rencontre de l'invagination basale (fig. 9, 3). La gaine péritonéale du repli frontal est ainsi dès l'origine en continuité avec l'enveloppe péritonéale du polypide.

La formation simultanée du premier bourgeon polypidien de la zoécie et du septum transversal apparaît donc comme l'effet de la concentration dans l'espace et dans le temps de deux processus différents, mais tous deux déterminés par un même stade de la différenciation de la paroi. Nous verrons d'ailleurs plus loin (Part. II, V) que le premier polypide de la zoécie peut apparaître indépendamment d'une cloison transversale dans certaines conditions expérimentales ou accidentelles.

II. 2. 3. — *Fermeture de la cloison transversale et formation des rosettes.*

Sur la paroi basale, l'invagination circulaire est annoncée par la surélévation et la concentration des cellules épithéliales situées au point où une brusque dénivellation de l'épithélium indique, sur les coupes sagittales, la limite distale de la zone d'éclaircissement (fig. 9, 1). Au-dessus de la protubérance épithéliale transversale, les cellules fusiformes de la première couche du péritoneum se déforment, se chevauchent et s'agglomèrent en un bourrelet dont l'équivalent n'existe pas sur le repli frontal de l'invagination circulaire.

L'étalement de la paroi se poursuit normalement de part et d'autre du mamelon transversal dont la proéminence s'accroît et dont les cellules épithéliales s'invaginent de proche en

FIG. 9.



Formation d'une cloison transversale. (Coupes sagittales, Hématoxiline de Groat-A.P.S., chambre claire; en noir : inclusions A.P.S. positives.)

- 1 : formation du glomérule polypidien primaire et début de l'invagination circulaire sur la face basale;
 - 2 : l'invagination circulaire se développe en arrière du bourgeon polypidien frontal
 - 3 : fermeture progressive du septum transversal;
- D : région distale;
P : région proximale;
bg. p. : bourgeon polypidien;
i. B. : bord basal de l'invagination circulaire;
i. F. : bord frontal de l'invagination circulaire;
cl : nouvelle cloison.



proche des parois latérales vers le centre (fig. 9, 2 et 3). Entre le pli épithélial et le bourrelet péritonéal qui le surmonte se développe un dépôt interstitiel de substance A.P.S. positive et de globules lipidiques.

La formation du bourrelet péritonéal qui coiffe le bord basal de l'invagination circulaire est en relation avec le rassemblement des fibres funiculaires basales par la constriction progressive du septum. Surtout marqué au niveau des deux faisceaux latéraux, futurs funicules, ce bourrelet interrompt la continuité des fibres funiculaires et prépare l'installation de deux rosettes excentrées et symétriques.

La figure 10 présente une coupe sagittale passant sur le bord d'un faisceau funiculaire au stade qui précède immédiatement la jonction des bords internes de l'invagination circulaire. Pour la clarté de la figure, la section de l'ébauche polypidienne n'a pas été représentée. Les fibres funiculaires sont interrompues par le pli épithélial basal, s'enfonçant profondément dans le massif péritonéal qui le coiffe; seule une couche superficielle de cellules péritonéales contourne la barrière verticale. Dans la partie supérieure de l'invagination basale une importante poche de substance A.P.S. positive, englobant des gouttelettes lipidiques, s'est développée entre l'épithélium et les cellules péritonéales superficielles. Sur les coupes sériées, sagittales ou transversales, on voit que cette poche, généralement bien délimitée entre les deux faisceaux funiculaires et souvent réduite à leur niveau à un système lacunaire interstitiel, prolonge directement les deux ébauches latérales déjà formées d'un futur canal périphérique dont on trouvera la description au chapitre III. Cette poche A.P.S. positive sera ensuite comprimée au sommet puis coupée en deux formations tubulaires symétriques par la fermeture complète de la cloison. Elle fournira ainsi la branche transversale distale du canal périphérique de la zoécie fermée par la nouvelle cloison et sa symétrique, branche transversale proximale de la zoécie ultérieure.

Sur la face proximale du septum, les cellules funiculaires situées à la base du pli épithélial et contre celui-ci subissent un étirement unilatéral. Par petits groupes, elles émettent des prolongements cytoplasmiques convergents qui s'infiltrant entre les cellules épithéliales et passent sur l'autre face du septum. Ce sont les futures cellules spéciales de la rosette dont les tiges unilatéralement orientées interrompent de place en place la sécré-

tion de l'ectocyste entre les deux lames du pli épithélial, interruptions qui sont à l'origine des pores de la rosette.

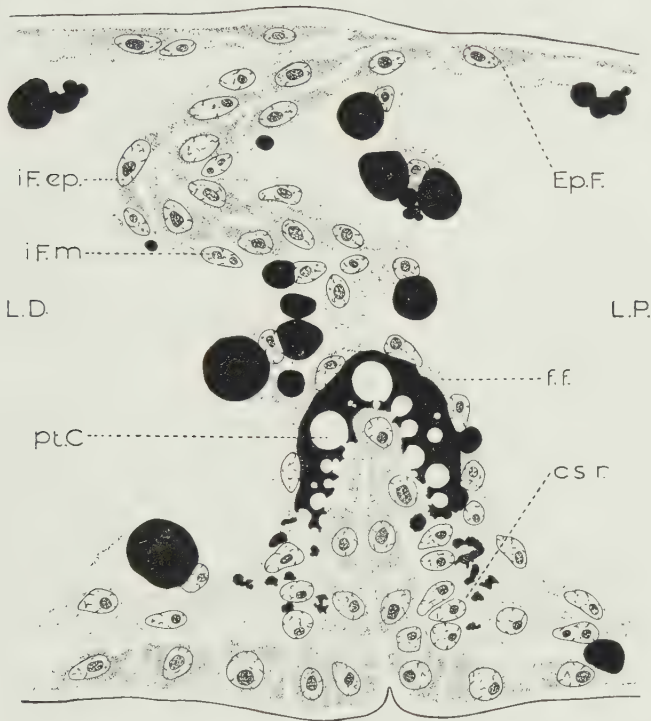


FIG. 10.

Fermeture de la cloison transversale et formation des rosettes. (Coupe sagittale passant par l'un des troncs funiculaires au stade qui précède la jonction des bords internes de l'invagination circulaire; Hématoxyline de Groat-A.P.S.; chambre claire; en noir : les inclusion A.P.S. positives.)

i.F. ep. : invagination circulaire, repli frontal, épithélium;

i.F. m. : repli frontal de l'invagination circulaire, mésenchyme;

Ep.F : épithélium frontal;

pt.C : poche transversale préparant la future branche transversale du canal périphérique;

f.f. : fibres funiculaires superficielles;

c.s.r. : cellules spéciales de la rosette;

L.D. : loge distale — L.P. : loge proximale.

Au moment de la fermeture de la cloison, il est évident que la jonction des bords internes de l'invagination circulaire, qui se fait de proche en proche de la périphérie vers le centre, commencera par le contact des couches péritonéales. Il n'est pas exclu que le péritoneum frontal participe alors à la formation

des pores supérieurs de la rosette. Il est possible aussi qu'il y ait rupture et raccordement, sur les deux faces de la nouvelle cloison, du péritoneum frontal et de l'enveloppe de la poche A.P.S. positive.

L'étude histologique dont les résultats sont exposés ici n'a pas apporté d'argument décisif en faveur de l'une ou l'autre de ces deux hypothèses. Néanmoins la suture des bords internes de l'invagination circulaire est encore reconnaissable quelque temps après la fermeture complète de la cloison, indiquée par le niveau des poches A.P.S. positives symétriques et par la basophilie plus intense des cellules épithéliales d'origine frontale : la rosette embryonnaire appartient à la partie basale du septum. Comment s'établit alors la jonction des troncs funiculaires entièrement d'origine basale et de l'enveloppe péritonéale du polypide, d'origine frontale ?

Au moment de la fermeture de la lumière résiduelle centrale de la cloison, la majorité des fibres funiculaires basales ont été regroupées en deux faisceaux latéraux. Après destruction des tissus vivants par l'hypochlorite et montage de l'exosquelette, on remarque entre les deux plaques perforées principales quelques pores isolés qui pourraient correspondre aux fibres funiculaires isolées qui persistent entre les deux troncs principaux.

Ainsi, chez *M. membranacea*, les deux plaques en rosettes de la cloison transversale résultent de l'interruption, par l'invagination circulaire épithéliale, des fibres funiculaires basales regroupées en deux faisceaux principaux par la constriction de celle-ci. Les pores des rosettes ont pour origine l'infiltration secondaire, entre les cellules du repli épithélial, de cellules appartenant aux fibres funiculaires interrompues. La formation des cellules spéciales elles-mêmes, par étirement unilatéral de cellules mésenchymateuses, se rapproche du processus cytologique décrit par BOBIN (1958) chez *Bowerbankia imbricata* (Adams); mais les modalités de l'organogénèse sont un peu différentes :

Contrairement au cas de *B. imbricata* où la rosette unique qui raccorde la zoécie au stolon se forme d'une façon autonome au centre du diaphragme transversal, la formation des funicules précède, chez *M. membranacea*, l'organisation des bouquets de cellules spéciales. La polarité de la rosette est inverse, les noyaux des cellules spéciales étant toujours situés du côté proximal du septum alors que chez *B. imbricata* ils sont au contraire situés du côté du bourgeon autozoécial.

Enfin, le bouchon muqueux auquel BOBIN attribue un rôle déterminant n'existe pas chez *M. membranacea* au cours des premiers stades. Une accumulation transitoire de cellules vésiculaires dans la lumière encore béante de la cloison pourrait jouer un rôle équivalent.

II. 3. — LA FORMATION DES ROSETTES LATÉRALES.

Dans son étude comparée des rosettes et des chambres de communication, SILEN (1944) disait à propos du bourgeon terminal de la lignée zoéciale : « ... we have to do with a closed hollow structure representing the growing tip of a zoid row extending forwards. Text fig. 3, a b, shows the difficulty or rather impossibility of pores being formed by it growing round certain points in the way the simple intern walls do... » et il conclut « ... the pores of the lateral walls are secundarily formed. ».

En effet, il n'existe aucune communication directe, aucun orifice entre deux bourgeons adjacents de la frange laiteuse chez *M. membranacea*. Leur seul lien organique est l'ectocyste commun de la cloison longitudinale qui les sépare. La bipartition du bourgeon commence à son extrémité apicale et la nouvelle cloison s'accroît en avant de son origine (Part. II, II) sans qu'aucune structure spéciale n'apparaisse de place en place dans sa phase embryonnaire. Les rosettes latérales se forment au moment de l'individualisation des loges et de l'organisation des funicules ce qui implique un remaniement local de la paroi, l'établissement d'une connexion funiculaire à travers une double couche épithéliale et la dissolution de l'ectocyste dans une région déjà imprégnée d'un premier dépôt calcique.

Par suite de la disposition en quinconce des zoécies, les limites proximales de deux bourgeons adjacents se trouvent décalées l'une par rapport à l'autre. Lorsqu'apparaît à la base du bourgeon une nouvelle constriction transversale, la partie distale de la loge qu'elle va isoler est plus évoluée que la fraction proximale éclaircie des deux bourgeons qui l'encadrent. Pendant qu'une nouvelle loge se prépare, deux cloisons transversales se forment dans les lignées voisines et la future loge intercalaire présente un certain retard par rapport aux deux dernières qui viennent de se former dans les lignées adjacentes; et ainsi de suite. Cette alternance des stades dans la différenciation de la

paroi de part et d'autre de chaque cloison longitudinale va intervenir dans l'orientation des rosettes latérales.

La première paire de rosettes latérales de chaque nouvelle loge apparaît dans la moitié distale de celle-ci avant la fermeture ou même l'apparition du septum transversal qui la séparera du bourgeon, sous forme de deux massifs épithéliaux lenticulaires appliqués unilatéralement contre l'ectocyste encore imperforé des cloisons latérales (Pl. V, 4). Aucune structure réciproque n'est encore perceptible de l'autre côté de l'ectocyste dans la paroi moins évoluée des lignées adjacentes. Chaque ébauche lenticulaire est formée par l'élévation d'une plage circulaire de cellules épithéliales surmontée d'une calotte de cellules appartenant à la première couche du péritoneum. On y observe fréquemment des divisions cellulaires.

La communication interzoéciale s'établit un peu plus tard, après l'individualisation complète de la loge. La dissolution du calcaire et de l'ectocyste affecte d'abord toute la surface couverte par l'ébauche lenticulaire qui découpe ainsi une première ouverture circulaire. La plaque perforée de la rosette s'établira secondairement dans l'enceinte de l'orifice primaire après contact des couches épithéliales. L'organisation de la deuxième face de la rosette commencera, après la dissolution de l'ectocyste, par l'élévation des cellules épithéliales couvertes par l'ébauche lenticulaire de la zoécie voisine.

Les premières rosettes distales de chaque loge se développent toujours au niveau précis où se forment dans les lignées adjacentes deux nouvelles cloisons transversales (Pl. V, 5). L'élongation de la loge n'étant pas complètement terminée au moment de leur apparition, ces rosettes se trouveront en définitive décalées en avant des cloisons au niveau desquelles elles se sont formées. Cette disposition n'est pas une simple conséquence de l'alternance des stades. Il semble qu'il y ait une relation de cause à effet entre la formation d'une nouvelle cloison et la formation concomitante de deux ébauches lenticulaires dans les lignées contiguës. En effet, les deux premières rosettes distales de la loge sont symétriques si les deux cloisons formées de part et d'autre se trouvent au même niveau; sinon, les deux ébauches lenticulaires se trouvent décalées l'une par rapport à l'autre suivant le décalage des deux cloisons voisines (Pl. V, 5). D'autre part, lorsqu'une lignée zoéciale, primitivement axiale, devient marginale par suite de l'arrêt unilatéral et accidentel des lignées voisines, sans pour autant ralentir le rythme de sa prolifération

(cas fréquent en élevage sur lamelles de verre), aucune rosette latérale ne se forme sur la face dénudée.

Lorsque l'alternance des loges est régulière, c'est-à-dire lorsque chaque cloison transversale se trouve à mi-chemin entre deux cloisons de la lignée adjacente, une deuxième paire de rosettes latérales, cette fois indépendantes des cloisons voisines, se forme dans la partie distale de la loge. Dans un cas typique une zoécie de taille moyenne aura ainsi deux paires de rosettes distales formées par la loge elle-même et qui seront en même temps rosettes proximales des deux loges adjacentes plus jeunes, et deux paires de rosettes proximales formées par les zoécies adjacentes plus anciennes.

Des variations interviennent lorsque l'alternance des loges est irrégulière, et les zoécies très allongées possèdent un nombre plus élevé de rosettes intermédiaires.

Si l'on admet, par analogie avec les rosettes des cloisons transversales, que les cellules spéciales se forment sur la face la plus évoluée du septum, l'apparition alternée des ébauches lenticulaires de part et d'autre d'une cloison longitudinale entraînerait une alternance de la polarité des rosettes latérales : les cellules spéciales des rosettes distales appartiendraient à la loge elle-même et leurs prolongements pénétreraient dans les zoécies voisines; au niveau des rosettes proximales, la zoécie recevrait les prolongements des cellules spéciales des zoécies adjacentes. Nous retrouvons ainsi le schéma des communications interzoéciales établi par SILEN (1944 b) pour *Callopora dumerilii* (Adams) et *Flustra papyracea* Ellis et Solander.

Il faudrait vérifier par une étude histologique précise, s'il n'existe pas, au moins parmi les rosettes intermédiaires, des cas de double polarité.

CHAPITRE III.

III. — LA PAROI ET LE SYSTEME FUNICULAIRE DU CYSTIDE ADULTE.

III. 1. — LA PAROI DE LA ZOECIE ADULTE.

III. 1. 1. — *L'épithélium.*

L'épithélium de la zoécie adulte est pavimenteux, formé de grandes cellules aux noyaux ronds et aplatis, entourés d'une couronne de globules lipidiques. La coloration vitale au Bleu de Crésyl fait apparaître dans chaque cellule épithéliale frontale un tapis de granulations rouges et bleues, concentrées autour du noyau et plus clairsemées à la périphérie de la cellule, qui témoignent d'une grande activité physiologique. Ces granulations ne sont pas révélées dans les cellules épithéliales de la paroi basale adhérente au substrat.

Les limites cellulaires sont peu visibles sur le vivant et déformées sur les préparations histologiques. CALVET, reprenant une technique d'OSTROUMOFF, a pu les révéler par le nitrate d'argent chez divers Chilostomes. La même technique a été appliquée à *M. membranacea* qu'il n'avait pas étudié et les résultats obtenus concordent avec les siens : les cellules de la face basale sont polygonales et leurs limites sont rectilignes; celles de la face frontale ont un contour sinueux, compliqué, et s'engrènent à la manière d'un puzzle (Pl. V, 1-2). D'autre part :

— Les cellules frontales sont plus étalées au centre de l'area frontale que sur les flancs de la loge où elles conservent une légère orientation longitudinale.

— Les cellules épithéliales de l'opercule et de la gaine tentaculaire ont une forme intermédiaire : elles sont polygonales comme les cellules de la face basale, mais leurs sutures sont encore finement engrenées (Pl. VI, 4).

— De chaque côté, sous l'opercule et les glandes operculaires, deux cellules frontales beaucoup plus grandes que les autres et de forme plus simple recouvrent l'insertion des ligaments qui relient la gaine tentaculaire à la paroi frontale (Pl. VI, 3).

Les cellules épithéliales de la paroi renferment d'autre part des granulations glycogéniques, révélées sur coupes par le Carmin de Best. L'accumulation de réserves glycogéniques dans l'épithélium pariétal a déjà été signalée chez d'autres Bryozoaires.

III. 1. 2. — Réseau mésenchymateux pariétal
et plexus nerveux.

GEWERZHAGEN en 1913 a mis en évidence dans la paroi de *Cristatella mucedo* un plexus nerveux, distinct du réseau mésenchymateux pariétal, coloré par le Bleu de Méthylène post-vital. Un réticule nerveux semblable a été retrouvé par MARCUS en 1926 chez *Farrella repens*, puis en 1937 par BRONSTEIN chez *Bowerbankia imbricata*, *Alcyonidium polyoum* et quelques Chlostomes dont *M. membranacea*. HILLER en 1939 a décrit chez *Membranipora pilosa* et *Membranipora crustulenta* un réseau de nerfs pariétaux périphériques dont certains, traversant les rosettes, assureraient une coordination nerveuse interzoéciale.

Reprenant sur *M. membranacea* la technique préconisée par BRONSTEIN, j'ai obtenu sur un même matériel des résultats différents. J'ai pu révéler un réticule sous-ectodermique dont les éléments, colorés vitalement par le Bleu de Méthylène, sont étroitement associés à ceux du réseau mésenchymateux (ou péritonéal) pariétal et différent des larges cellules plates et granuleuses décrites par BRONSTEIN.

Suivant les indications de celui-ci, les sujets ont été immergés dans une solution de Bleu de Méthylène, à 0,05 % dans l'eau de mer, maintenue à une température de 30°, les temps de coloration variant de 10 minutes au délai de survie maximum des animaux, soit 1 h. 30. On sait que la pureté du colorant et le procédé de fabrication industrielle interviennent dans la qualité des résultats; deux marques de colorants ont été confrontées : toutes deux ont donné des résultats concordants et ont fait apparaître le système nerveux polypidien.

Les cellules épithéliales frontales apparaissent d'abord après un séjour de $\frac{1}{2}$ heure à $\frac{3}{4}$ d'heure dans la solution colorante. Dans leur cytoplasme déjà altéré et partiellement rétracté, une plage de granulations bleues régulières entoure le noyau incolore, granulations qui, d'après leur répartition, correspondent à celles que met en évidence la coloration vitale au Bleu de Crésyl. Les cellules de l'épithélium basal restent incolores jusqu'à la mort du sujet.

Après décoloration de l'épithélium, quatre catégories cellulaires sous-ectodermiques apparaissent en même temps sur la paroi frontale après un délai de coloration minimum d'une heure :

1) Des cellules petites et allongées, bleu vif, dont le corps cellulaire, presque entièrement occupé par un noyau foncé, est prolongé par deux filaments opposés. De part et d'autre du noyau se trouvent généralement un ou deux grains plus intensément colorés. Ces cellules, bipolaires, ressemblent aux neurones de l'anse digestive et de la gaine tentaculaire. Elles apparaissent au moment de la mort du polypide en même temps que les nerfs polypidiens; leur coloration fugitive dure environ dix minutes (Pl. VI, 5).

2) Des cellules étoilées, écartelées entre leurs prolongements divergents, dont le cytoplasme bleu pâle renferme des grains bleu vif, toujours situées aux carrefours du réseau pariétal; c'est pourquoi je les désignerai sous le nom de cellules d'embranchement (Pl. VI, 6). Ce sont les seuls éléments du réseau pariétal que l'on pourrait rapprocher des figures de BRONSTEIN.

On peut y rattacher une forme intermédiaire où le noyau et le cytoplasme périnucléaire sont foncés comme dans les cellules bipolaires, mais où le cytoplasme devient plus clair à l'une des extrémités cellulaires et se divise en prolongements ramifiés et divergents comme ceux des cellules d'embranchement.

3) Des grappes arrondies ou oblongues de petites sphères mauves, de dimensions régulières, contenant chacune un granule central (Pl. VI, 7).

La coloration au Bleu de Toluidine selon Lison met en évidence un réseau de cellules composées de petites poches affaissées donnant une métachromasie rouge intense. Ces grappes métachromatiques sont irrégulièrement réparties sur toute l'area frontale à l'exception d'une zone sous-operculaire qui correspond à peu près à la surface couverte par l'opercule lorsque celui-ci est rabattu (Pl. VII, 1). Elles n'apparaissent pas sur la face basale de la loge. D'après la similitude de leur répartition, d'après leur structure composée et leur métachromasie, il est vraisemblable que ces éléments et les grappes colorées en mauve par le Bleu de Méthylène sont deux aspects différents d'une même catégorie cellulaire.

4) Des cellules bourrées de globules incolores ou violets, par ailleurs en partie osmiophiles, que l'on peut observer avec n'importe quelle coloration vitale ou histologique et qui appartiennent au réseau mésenchymateux pariétal. Ces cellules, chargées

de réserves, sont peu nombreuses au centre de l'area frontale et sont surtout groupées à la périphérie de la loge (Pl. VI, 8).

Il est difficile de démêler les relations exactes des différentes catégories cellulaires que révèle le Bleu de Méthylène. Seules les cellules bipolaires (1) donnent la coloration bleu vif que l'on considère comme caractérisant les éléments nerveux. L'existence d'une forme de transition établit la parenté cytologique des cellules bipolaires (1) et des cellules d'embranchement (2) reliées entre elles par les anastomoses de leurs prolongements cytoplasmiques. Cellules bipolaires (1) et cellules d'embranchement (2) forment les mailles d'un réseau superficiel qui, par son aspect et par l'affinité de ses éléments pour le Bleu de Méthylène, pourrait être un plexus nerveux. Il n'y a pas obligatoirement une cellule à chaque nœud de ce réseau dont les fibres longues et minces peuvent se ramifier en branches divergentes entre deux relais cellulaires, la bifurcation étant alors marquée par un simple évasement triangulaire.

Les cellules métachromatiques (3) et les cellules de réserves (4) sont très différentes, et aucune forme de transition ne les rapproche des deux catégories précédentes. Pourtant les cellules métachromatiques paraissent à première vue associées aux mailles du réseau superficiel sans qu'il soit possible de déterminer, dans les conditions données de l'observation, si elles y sont intégrées ou si elles appartiennent à un réseau différent.

Y a-t-il un réseau unique composé d'éléments disparates ou deux réseaux de nature différente, mais intriqués et interdépendants ?

Cette deuxième hypothèse est la plus vraisemblable. Nous avons vu en effet que les deux couches du peritoneum embryonnaire participent également à l'organisation du système sous-ectodermique frontal et que l'on reconnaît encore dans la paroi frontale de la loge inachevée, d'un côté des cellules étoilées dont la forme rappelle celle des cellules d'embranchement, de l'autre côté des cellules métachromatiques et des cellules à inclusions.

D'autre part, la répartition des cellules métachromatiques (3) et des cellules de réserves (4) est quelconque et varie d'une zoécie à l'autre. Celle des cellules bipolaires (1) et des cellules d'embranchement (2) répond à un schéma déterminé où l'on reconnaît toujours (fig. 11, 1) :

— Une chaîne périphérique plus ou moins continue qui suit le pourtour de l'area frontale à la limite des parois verticales

de la loge. Cette chaîne de cellules bipolaires évoque, par son trajet et la disposition linéaire de ses éléments, les nerfs périphériques observés par HILLER chez *M. pilosa* et *M. crustulenta*.

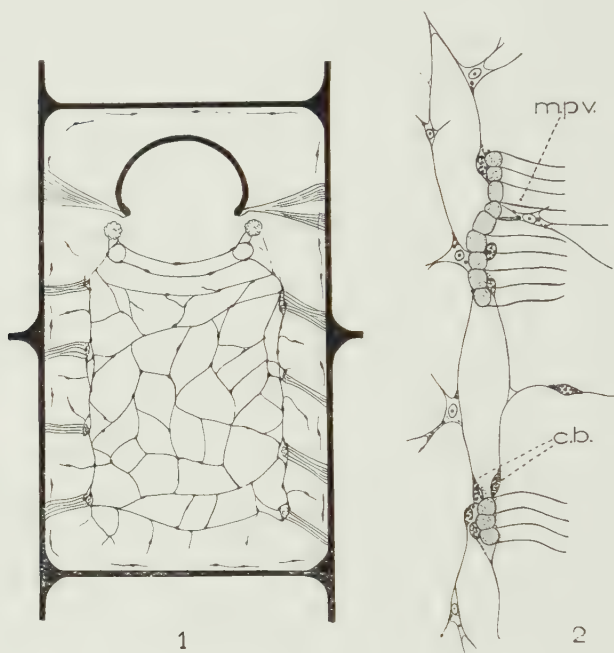


FIG. 11.

Réticule pariétal frontal de la zoécie adulte. (D'après nature, coloration post-vitale au Bleu de Méthylène.)

- 1 : répartition des cellules bipolaires et des cellules d'embranchement, schéma général;
- 2 : détail de la connexion anatomique entre deux insertions frontales des muscles pariéto-vaginaux;

m.p.v. : muscles pariéto-vaginaux;

c.b. : cellules bipolaires.

— Deux alignements longitudinaux parallèles passant par toutes les insertions frontales des muscles pariéto-vaginaux, puis par l'insertion du ligament qui unit la gaine tentaculaire à la paroi frontale, et aboutissant au voisinage de l'insertion operculaire du muscle rétracteur de l'opercule (Pl. VII, 2).

Chaque insertion musculaire frontale est ainsi reliée à la précédente et à la suivante d'un même côté par un ou deux filaments longitudinaux et entourée d'un nœud de cellules bipolaires et de cellules d'embranchement (fig. 11, 2). Si le réticule

pariétal est un système nerveux, ces concentrations cellulaires autour des insertions musculaires pourraient être assimilées à des nodosités ganglionnaires.

— Entre les insertions musculaires, des ramifications se détachent des connectifs longitudinaux et se dirigent vers la chaîne périphérique.

— Les deux insertions frontales des ligaments de la gaine tentaculaire sont reliés par une paire de filaments transversaux comportant chacun un ou deux relais cellulaires et formant en quelque sorte un collier sous-operculaire. Quelques prolongements cytoplasmiques partent des cellules qui entourent les insertions ligamentaires et s'enfoncent vers les glandes operculaires.

— Une ligne brisée transversale, irrégulière, réunit les insertions des deux muscles pariéto-vaginaux les plus proximaux et envoie quelques ramifications vers la chaîne périphérique.

— Un réseau aux mailles variables occupe le centre de l'area frontale.

Je n'ai pas observé de connectifs interzoéciaux.

Sur la face basale, le réticule superficiel n'est pas visible. On n'observe pas non plus de cellules métachromatiques. Le réseau pariétal basal ne comprend que des cellules de réserves chargées de globules réfringents incolores, dans l'ensemble plus étirées et plus régulièrement réparties que leurs équivalentes frontales.

L'argument le plus important en faveur de la nature nerveuse du réticule frontal est la coloration post-vitale de cellules bipolaires par le bleu de Méthylène et leur analogie avec certains neurones de l'anse digestive du polypide. Mais un doute subsiste et il serait nécessaire d'établir, par des méthodes plus précises que l'observation vitale, les connexions qui pourraient exister entre le réticule superficiel et les autres éléments pariétaux, et plus précisément les cellules métachromatiques.

Quoi qu'il en soit, système nerveux organisé ou partie du réseau mésenchymateux pariétal, le réticule frontal relie entre elles toutes les insertions frontales des muscles qui assurent l'ouverture de l'opercule et la dépression de l'area frontale au moment de la sortie du polypide.

III. 2. — LE SYSTEME FUNICULAIRE
DE LA ZOECIE ADULTE.
RELATIONS ENTRE POLYPIDE ET CYSTIDE.
COMMUNICATIONS INTERZOECIALES.

Chez *M. membranacea* le système funiculaire de la zoécie adulte comprend (fig. 12) :

1. Deux troncs longitudinaux ou funicules, inégaux, ramifiés et anastomosés, qui partent des deux rosettes de la cloison transversale proximale et aboutissent à celles de la cloison transversale distale, reliés aux funicules des zoécies précédente et suivante par les cellules spéciales qui obturent les pores de la rosette. Leurs ramifications rejoignent, par l'intermédiaire des rosettes latérales, les ramifications funiculaires des zoécies adjacentes.

Les funicules s'épanouissent autour de l'anse digestive du polypide, en contact étroit avec l'enveloppe péritonéale de celle-ci : toutes les parties du tube digestif sont ainsi reliées aux rosettes des cloisons transversales par l'intermédiaire des troncs funiculaires eux-mêmes et aux rosettes latérales par leurs ramifications.

2. Un canal périphérique continu, courant tout autour de la loge à la base des parois longitudinales et transversales, passant par toutes les rosettes de la zoécie, et décrit pour la première fois par NITSCHKE en 1871 sous le nom de « funiculi laterales » ou encore de « Seitenstränge ».

3. Les rosettes elles-mêmes au niveau desquelles communiquent le canal périphérique et les travées funiculaires.

III. 2. 1. — *Les funicules et leurs ramifications.*

Compte tenu de quelques variations individuelles mineures, le plan général du système funiculaire est relativement constant dans les zoécies de dimensions et de forme normales (fig. 12) :

— Les deux troncs longitudinaux traversent la cavité générale entre le polypide et la paroi basale. Ils sont inégaux par leur importance et par leurs rapports avec l'anse digestive, et leurs ramifications ne sont pas symétriques. Cette inégalité est en relation avec la dissymétrie du polypide au repos dans la loge.

— Le funicule caecal, Ic, situé du côté du caecum, est plus développé que le funicule It situé du côté du pharynx et des tentacules. Le funicule caecal se déploie en écharpe autour de

l'anse digestive. Le funicule It contracte avec le polypide des relations moins étroites, simplement relié au tube digestif par

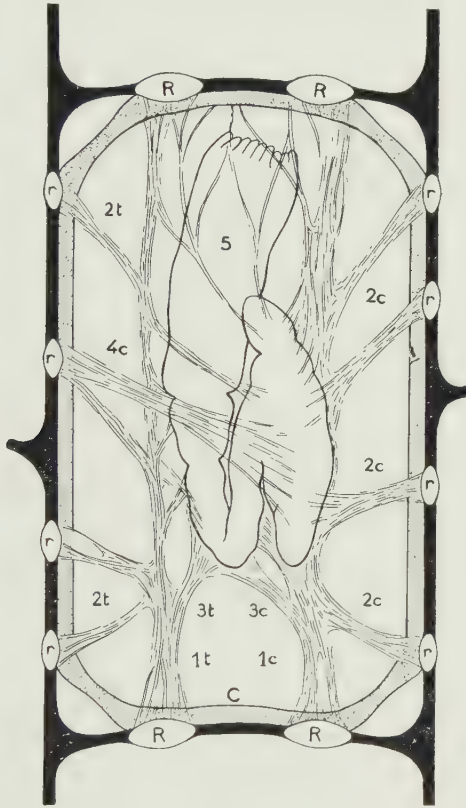


FIG. 12.

Schéma général du système funiculaire de la zoécie adulte. (D'après nature.)

- R : rosettes des cloisons transversales;
- r : rosettes des cloisons latérales;
- C : canal périphérique;
- Ic : tronc funiculaire caecal;
- It : tronc funiculaire tentaculaire;
- 2c : ramifications reliant le tronc caecal aux rosettes latérales;
- 2t : ramifications reliant le tronc tentaculaire aux rosettes latérales;
- 3c : ramification du tronc Ic rejoignant le coude du cardia;
- 3t : ramification du tronc It rejoignant le cardia;
- 4c : ramification du tronc caecal rejoignant l'une des rosettes latérales de la paroi opposée;
- 5 : anastomoses entre It et Ic.

quelques ramifications, et traverse en ligne droite toute la longueur de la loge.

— Entre la cloison transversale proximale et le fond du caecum, le tronc caecal Ic se divise en deux branches inégales : l'une, 3c, diverge et vient envelopper la région moyenne du cardia au niveau du coude formé par celui-ci lorsque le polypide est rétracté; l'autre, généralement plus importante, continue dans la direction axiale et s'épanouit autour du caecum, de la partie terminale du cardia et de l'estomac. A partir du pylore, les fibres funiculaires du tronc caecal se regroupent et se séparent du polypide. Le tronc It émet aussi une première ramification 3t qui se dirige vers le cardia et peut se confondre avec la ramification 3c du tronc caecal avant leur jonction avec l'anse digestive.

— Les deux funicules sont reliés à chaque rosette des parois latérales voisines par des ramifications obliques 2c et 2t. Les travées qui relient les deux premières rosettes proximales aux funicules, avant leur jonction avec le tube digestif, prolongent normalement, si la disposition des loges en quinconce est régulière, des branches funiculaires provenant des polypides des zoécies adjacentes proximales.

Les deux dernières rosettes distales reçoivent toujours des ramifications détachées des troncs Ic et It au-delà du polypide.

— Le caecum, le cardia et l'estomac sont reliés aux rosettes latérales intermédiaires, du côté caecal par les ramifications 2c du tronc Ic, du côté tentaculaire par des travées dont les unes se jettent dans le tronc It et les autres rejoignent directement les rosettes de la paroi latérale opposée. L'une d'elles, 4c, généralement plus importante que les autres, regroupe autour du caecum, de l'estomac et du cardia des fibres issues de l'épanouissement du tronc Ic et se dirige vers l'une des rosettes intermédiaires de la paroi latérale opposée, croisant le tronc It et contractant parfois avec celui-ci quelques anastomoses secondaires.

— Quelques fibres plus frêles, 5, ramifiées, partent du pylore et de l'ampoule rectale et rejoignent indifféremment les troncs Ic ou It ou leurs anastomoses distales.

— A proximité de la cloison transversale distale, quelques fibres se séparent des troncs principaux et viennent s'insérer entre les deux rosettes sur la paroi du canal périphérique.

Les variations individuelles portent sur le niveau, le nombre et l'importance relative des ramifications funiculaires, sur leurs anastomoses, et sur les rapports du tronc It avec les différentes parties du tube digestif.

Dans les zoécies de formation récente les travées funiculaires sont frêles et leurs cellules fusiformes, très allongées, alignées en

fibres juxtaposées, rappellent encore les éléments de la première couche du péritoneum embryonnaire par leur trame cytoplasmique faiblement basophile, envahie de globules lipidiques disposés en chaînes linéaires, et parsemée de fines granulations A.P.S. positives. Dans les zoécies plus âgées les troncs funiculaires et leurs ramifications se sont renforcés et ont acquis un aspect fibreux qui traduit une évolution cytologique des cellules : sur les préparations histologiques, les cellules funiculaires se montrent formées d'une importante navette périnucléaire de cytoplasme compact, fortement basophile et sidérophile; la trame cytoplasmique devient plus lâche sur les bords et surtout aux deux extrémités de la cellule où sont groupées les vacuoles lipidiques les plus importantes; chaque cellule présente, à proximité du noyau, une enclave unique et caractéristique de cytoplasme plus clair dont la trame réticulée renferme une plage diffuse de substance A.P.S. positive, enclave dont le volume est approximativement égal à celui du noyau (fig. 14, 1).

Mais les troncs funiculaires n'ont pas une structure uniforme d'un bout à l'autre de la loge : leur fraction proximale, comprise entre la cloison transversale proximale et leur jonction avec le caecum et le cardia, est formée de cellules plus étirées, à trame cytoplasmique plus lâche; la navette basophile périnucléaire est beaucoup plus réduite que dans la portion distale des funicules où elle occupe presque toute la cellule, et l'enclave A.P.S. positive est moins nette. Cette différence entre les travées funiculaires qui aboutissent aux rosettes et celles qui en repartent vers le polypide de la loge suivante pourrait avoir une signification physiologique; elle est particulièrement nette au niveau des cloisons transversales (Pl. VII, 3).

Le tissu funiculaire est très riche en matériaux lipidiques : dans les zoécies âgées comme dans les zoécies jeunes, les fibres funiculaires sont encombrées de globules, réfringents sur le vivant, osmiophiles, électivement colorables par le Bleu B.Z.L., le Noir Soudan ou l'Ecarlate R. Ces globules lipidiques, toujours groupés en chaînes qui suivent l'orientation des fibres funiculaires, sont particulièrement abondants à proximité des rosettes.

En plus de l'enclave diffuse centrale, un grand nombre de granulations A.P.S. positives, de dimensions variables, sont groupées à la périphérie et aux extrémités de la cellule. Ces granulations ne sont pas glycogéniques; elles sont réfractaires à la digestion salivaire et ne sont pas colorées par le Carmin de Best. Mais une étude saisonnière systématique, des régions les plus

jeunes aux régions les plus âgées de la colonie, serait nécessaire pour vérifier si les funicules sont toujours dépourvus de glycogène. (Le glycogène existe chez *M. membranacea* dans les cellules de la paroi du cardia, de l'estomac et du caecum, parfois, lorsqu'il est abondant, dans les cellules de leur enveloppe péritonéale, et enfin, dans les cellules épithéliales de la paroi de la loge).

III. 2. 2. — *Le canal périphérique.*

Selon la description de NITSCHÉ, toutes les rosettes de la zoécie sont reliées entre elles par une suite de cordons funiculaires canaliculaires ou « funiculi laterales »; deux branches tubulaires, divergeant d'un embout élargi commun, partent de chaque rosette en directions contraires et rejoignent les rosettes précédente et suivante : canaux dont la paroi est formée d'« éléments nucléés » et dont la lumière est remplie d'une matière anhiste « réfringente et granuleuse » (*Zeit. Wiss. Z.*, 1871, Bd. 21, p. 425, Pl. XXXV et XXXVI.)

En fait, les « funiculi laterales » forment un circuit continu, canal périphérique unique, longeant les parois verticales de la loge, partiellement ouvert au niveau de chaque rosette où il recoupe sans s'interrompre complètement les travées funiculaires qui s'y insèrent (fig. 12, Pl. VIII, 1). Ce canal comprend :

— Deux branches longitudinales pratiquement rectilignes qui, sur le vivant, adhèrent aux parois latérales de la loge, masquées en vue frontale par les indentations calcaires de l'exosquelette. Après fixation et décalcification, le canal peut se décoller de la paroi et se présente alors, entre les rosettes auxquelles il reste solidement fixé, comme un tube clos indépendant des tissus pariétaux.

— Deux branches transversales courtes appliquées contre les cloisons transversales entre les rosettes. Chaque cloison porte ainsi la branche transversale distale du canal de la zoécie proximale et sa symétrique, branche transversale proximale de la zoécie distale.

— Quatre branches obliques symétriques, aux quatre angles de la loge où le canal s'écarte de la paroi, traversant la cavité générale des premières et dernières rosettes latérales à celles des cloisons transversales.

Le canal est limité par une paroi endothéliale formée d'une seule couche de cellules identiques à celles dont sont composées les fibres funiculaires (Pl. VIII, 3-4) : même structure fusiforme,

même cytoplasme fortement basophile et sidérophile, même enclave A.P.S. positive à proximité du noyau.

Il est entièrement rempli d'une substance translucide et légèrement opalescente à l'état vivant, contenant en suspension quelques globules réfringents libres, osmiophiles, colorables par le Bleu B.Z.L., le Noir Soudan ou l'Ecarlate R, donc lipidiques, qui apparaissent optiquement vides sur les préparations histologiques lorsqu'ils n'ont pas été insolubilisés par un fixateur à base d'acide osmique (Pl. VIII, 2).

La matière fluide qui remplit le canal prend les colorants de fond, éosine, vert lumière, etc. Elle est essentiellement A.P.S. positive et donne une acétylation réversible; elle est réfractaire aux colorants des mucopolysaccharides acides et ne contient pas de glycogène diffus. Elle est réfractaire aux colorations histo-chimiques des lipides et des protides à l'exception des réactions de Salazar et de Millon. Elle présente donc les mêmes affinités histo-chimiques que les inclusions, plus condensées, de la deuxième couche du péritoneum et que le contenu des cellules vésiculaires.

Le canal ne renferme pas d'éléments nucléés libres ou rattachés à la paroi endothéliale.

Le canal périphérique, situé à la base des parois longitudinales et transversales de la loge, passe par le bord inférieur des rosettes sous l'insertion des travées funiculaires (fig. 14, 1). Au niveau de chaque rosette, il s'évase et s'ouvre largement dans la partie inférieure de l'insertion funiculaire par une interruption partielle de sa paroi endothéliale. Les lèvres de la boutonnière se raccordent d'une part au rebord inférieur de la rosette et d'autre part aux fibres funiculaires elles-mêmes.

Les branches longitudinales du canal périphérique se forment dans la moitié distale du bourgeon à un stade très précoce de la différenciation pariétale. Sur les coupes transversales du bourgeon on remarque, à la base des faces latérales, deux poches semi-circulaires de substance A.P.S. positive diffuse, mêlée de globules lipidiques, incluses entre l'épithélium et la première couche du péritoneum : ce sont les sections de deux ébauches tubulaires longitudinales et continues qui commencent un peu au-delà du bourrelet épithélial basal pré-terminal et que l'on peut suivre sur les coupes sériées tout au long du bourgeon (fig. 13, 1). Au stade où les cellules fibriformes basales se partagent en deux faisceaux funiculaires, les cellules de la première couche du péritoneum, à la limite des parois basale et latérales, se refer-

ment autour des enclaves tubulaires, complétant la paroi endothéliale des deux canaux latéraux et les séparant de l'épithélium.

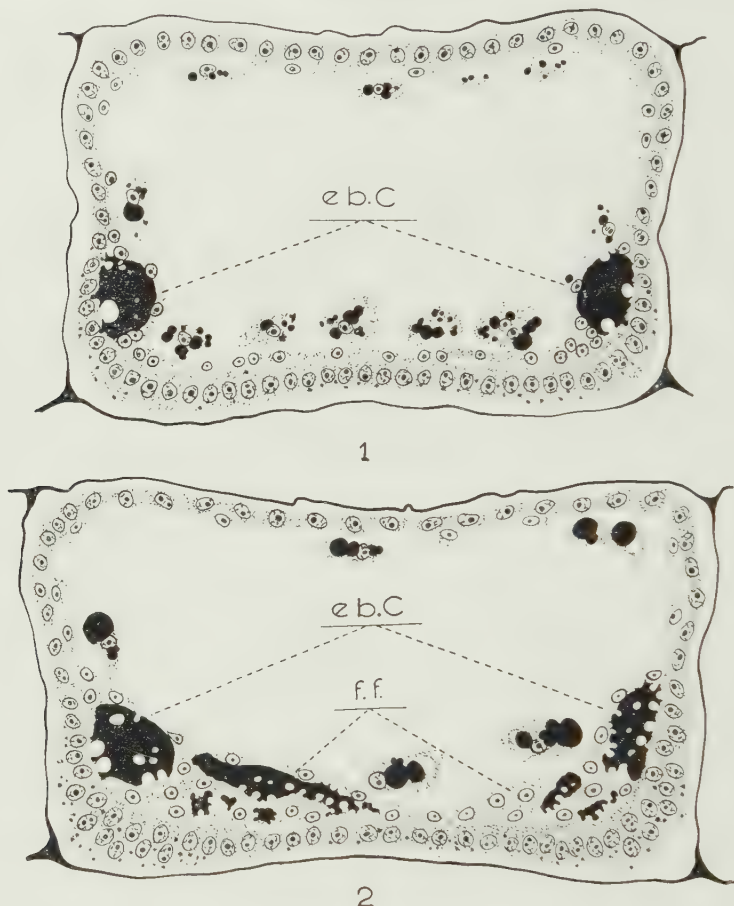


FIG. 13.

Formation du canal périphérique. (Coupes transversales, Hématoxyline de Groat-A.P.S., chambre claire; en noir : vésicules et plages A.P.S. positives.)

1 : ébauches latérales du canal périphérique dans la région moyenne du bourgeon;

2 : début de la formation d'une cloison transversale; rapprochement et interruption des ébauches latérales du canal par la constriction circulaire et les bourrelets funiculaires;

eb.C : ébauches latérales du canal périphérique;

f.f : bourrelets de fibres funiculaires.

Ainsi, le canal périphérique et les funicules, tous deux formés, avant l'individualisation de la loge, à partir de la première cou-

che du peritoneum, ont une même origine malgré la parenté histochimique du contenu du canal et des inclusions de la deuxième couche du peritoneum. Chaque nouvelle cloison transversale qui se forme à la base du bourgeon rapproche et ramène vers le centre les deux ébauches tubulaires latérales encore incomplètement fermées; cette première étape aboutit à la formation des branches obliques du futur canal périphérique. A mesure que le diaphragme transversal se resserre, les canaux latéraux sont écrasés par la saillie des bords internes de l'invagination circulaire et par les faisceaux funiculaires. Leur contenu A.P.S. positif se répand en plages interstitielles dans la partie supérieure du repli basal (fig. 13, 2). Nous avons vu au chapitre II comment s'établit progressivement, entre les deux faisceaux funiculaires, une poche A.P.S. positive transversale que la fermeture du septum partagera en deux branches canaliformes transversales symétriques.

Il faut expliquer ici une contradiction topographique apparente : les canaux latéraux sont ramenés par la constriction circulaire au-dessus des bourrelets funiculaires issus du regroupement des fibres basales (fig. 13, 2). La poche A.P.S. positive se développe dans la partie supérieure de l'invagination basale au-dessus des rosettes embryonnaires. Or, dans la zoécie adulte, le canal périphérique passe dans la partie inférieure de l'insertion funiculaire. Il y a donc obligatoirement, à un stade plus avancé de la morphogenèse, une translation verticale du canal au niveau des rosettes; cette translation se fait très simplement par déplacement des plages A.P.S. positives interstitielles. On peut suivre ce déplacement sur les coupes sagittales allant de la loge à peine fermée à la zoécie fonctionnelle : réduction de la lacune supérieure et accumulation de substance A.P.S. positive entre les fibres funiculaires les plus basales. Les funicules et la paroi du canal étant formés de cellules semblables et de même origine, la paroi endothéliale sera complétée, à la jonction des branches transversales et obliques du canal, par des cellules funiculaires.

Le raccordement des rosettes latérales et des branches longitudinales préexistantes du canal est beaucoup plus simple : en effet, les ébauches lenticulaires des rosettes latérales se forment immédiatement au-dessus des canaux dont la paroi n'est pas encore refermée (fig. 14, 2). La même couche péritonéale, ininterrompue, enveloppe à l'origine le mamelon épithélial de la future rosette et l'enclave A.P.S. positive sous-jacente.

Le processus fondamental de l'organogénèse du canal périphérique est l'accumulation, dans des régions bien déterminées de la paroi du bourgeon, sous forme diffuse, de matériaux A.P.S. positifs très voisins des inclusions de la deuxième couche du péritoneum, entre l'épithélium et la première couche du péritoneum qui en sont au contraire relativement pauvres. La seule étude histologique n'apporte pas d'indication sur la provenance du contenu du canal et sur le déterminisme de la localisation du premier dépôt A.P.S. positif à la base des parois latérales.

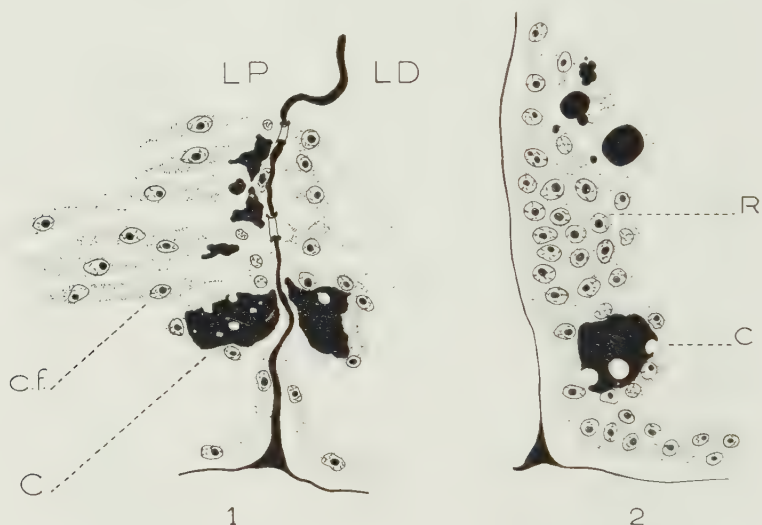


FIG. 14.

Relations anatomiques entre le canal périphérique et les rosettes. (Héματοxyline de Groot-A.P.S., chambre claire.)

- 1 : situation des branches transversales du canal au niveau de l'insertion des funicules sur la rosette de la cloison transversale dans une zoécie adulte (coupe sagittale);
- 2 : situation des ébauches latérales du canal périphérique par rapport aux ébauches lenticulaires des rosettes latérales dans une jeune loge en formation (coupe transversale);

LP : loge proximale;

LD : loge distale;

c.f. : cellules de l'insertion funiculaire;

C : canal périphérique;

R : rosette latérale en formation.

III. 2. 3. — *Structure des rosettes de la cloison transversale.*

Chaque cloison transversale porte deux rosettes, circulaires ou elliptiques dans le sens transversal, excentrées, souvent inégales, légèrement décalées vers la paroi basale. Chaque plaque perforée

est composée d'un groupe de dix à vingt pores percés dans une aire déprimée où l'ectocyste est plus mince et moins calcifié que sur le reste de la cloison. Quelques pores isolés peuvent se trouver entre les deux plaques perforées principales. Chaque pore est cerné par un renforcement cuticulaire en forme de virole et obturé par un bouquet de cellules spéciales semblables à celles décrites par BOBIN (1958) chez *Bowerbankia imbricata* (Adams).

Les deux faces de la rosette sont inégales et les cellules spéciales, en forme d'haltère, ont une orientation déterminée : la partie nucléée de la cellule est toujours située sur la face donatrice de la rosette, c'est-à-dire celle qui appartient à la zoécie proximale. Le noyau est ovale, situé contre le pore, et entouré d'un cytoplasme fortement vacuolisé. La cellule émet un prolongement cytoplasmique filiforme qui traverse le pore à l'intérieur de la virole cuticulaire et s'épanouit de l'autre côté en une ampoule piriforme aussi importante que la partie nucléée : énorme vacuole coiffée d'une lunule cytoplasmique qui remplace chez *M. membranacea* la frange décrite par BOBIN chez *B. imbricata* (Pl. VII, 4).

Chaque pore est ainsi hermétiquement bouché par un bouquet de cellules en haltère, probablement au nombre de quatre : deux visibles au maximum en coupe frontale, deux visibles en coupe sagittale. De part et d'autre de la plaque perforée les bouquets de cellules spéciales et les ampoules qui les prolongent sont jointifs, formant une double barrière que les terminaisons funiculaires ne franchissent pas. Entre les pores se trouvent des cellules épithéliales rabougries aux noyaux déformés et fripés.

Les fibres funiculaires s'insèrent sur les cellules spéciales de la rosette : la partie nucléée de chaque cellule en haltère est encastree dans l'extrémité évasée d'une cellule funiculaire fusiforme et basophile (Pl. VII, 4). Sur la face réceptrice de la rosette son prolongement piriforme est repris de la même façon dans les terminaisons de cellules funiculaires également basophiles, mais de forme irrégulière. A cette première rangée de cellules fortement basophiles et sidérophiles, auxquelles se raccorde l'endothélium du canal périphérique, succèdent les éléments plus étirés et plus clairs de la partie prépolypidienne des funicules de la zoécie distale (Pl. VII, 3).

Les termes « face donatrice » et « face réceptrice » de la rosette ont été employés ici pour la commodité de la descrip-

tion. Ils sont impropres dans la mesure où ils supposent à priori une orientation unilatérale des échanges interzoéciaux. Mais il est généralement admis que chaque zoécie fournit à la suivante des ressources énergétiques. L'obturation complète des pores de la rosette par les cellules spéciales implique que tous les échanges interzoéciaux se fassent par leur intermédiaire, et l'orientation déterminée de celles-ci permet d'attribuer aux deux faces de la rosette un rôle physiologique différent. Notons d'autre part l'accumulation de glucides et de lipides sur la face proximale ou « donatrice » de la rosette :

— La partie nucléée des cellules spéciales baigne dans les plages interstitielles de substance A.P.S. positive provenant du canal périphérique; ces plages sont toujours plus réduites du côté « récepteur » que du côté « donneur ».

— Après fixation chromo-osmique, la partie nucléée des cellules spéciales se montre riche en inclusions osmiophiles alors que leur prolongement piriforme en est dépourvu.

III. 2. 4. — *Déplacement des inclusions lipidiques dans les funicules.*

Nous avons essayé d'observer par le cinéma une éventuelle circulation des inclusions de la paroi et des funicules à proximité des rosettes. Comme il était impossible de conserver la mise au point dans les zoécies fonctionnelles en raison de l'agitation incessante du polypide, nous avons dû limiter cette observation aux stades où la jeune loge complètement fermée, dont la différenciation pariétale est très avancée, possède déjà des troncs funiculaires et des rosettes, mais ne contient encore qu'un bourgeon polypidien inactif. Nous avons filmé en accéléré, à fort grossissement, les abords immédiats de la cloison transversale distale.

Les vésicules pariétales sont pratiquement immobiles tant que la paroi ne subit pas le contrecoup des contractions déjà sensibles de l'ébauche polypidienne. Les cellules vésiculaires associées aux funicules présentent quelques déplacements lents d'orientation quelconque, peut-être en liaison avec le développement du polypide et des funicules.

Dans les funicules, les chaînes linéaires de globules lipidiques sont très agitées : certaines se rompent, d'autres au contraire fusionnent, des globules se détachent d'une chaîne pour venir s'ajouter à la chaîne voisine; quelques chaînes se déplacent lente-

ment vers les rosettes, mais d'autres reculent et ces mouvements ne sont pas significatifs.

Lorsque l'ébauche polypidienne se contracte, toujours d'une façon brutale et imprévisible, l'on assiste au bouleversement des inclusions funiculaires et des cellules vésiculaires de la paroi. La mise au point devient floue, mais revient progressivement au cours de la décontraction lente du bourgeon polypidien et des funicules. L'on voit alors que la distribution des inclusions funiculaires et des cellules vésiculaires s'est modifiée : certaines vésicules ont disparu; d'autres ont conflué ou se sont déplacées; des chaînes lipidiques se sont rompues ou au contraire ajoutées, ou encore déplacées par rapport aux rosettes.

En plus de ces bouleversements brusques, les funicules subissent des contractions et des décontractions mineures exerçant sur les renflements lenticulaires des rosettes une traction variable qui se répercute évidemment sur les cellules spéciales.

Dans les zoécies fonctionnelles, le déploiement et la rétraction des tentacules et de l'anse digestive du polypide exercent sur les funicules et leurs ramifications des tractions permanentes, beaucoup plus puissantes que celles que nous avons observées dans les zoécies inachevées. Ces mouvements se répercutent sur les inclusions funiculaires; ils entraînent vraisemblablement un remaniement permanent de leur répartition et peut-être même une sorte de brassage du liquide enfermé dans le canal périphérique. Il n'est pas exclu qu'un courant orienté finisse par s'établir.

Cette répercussion des contractions de l'ébauche polypidienne sur la distribution des inclusions pariétales et funiculaires est une première indication sur la façon dont les réserves nutritives provenant de la digestion du polypide pourraient être acheminées de l'enveloppe péritonéale de l'anse digestive vers le canal périphérique et les rosettes.

III. 3. — LE DIVERTICULE DE L'ENVELOPPE PERITONEALE DU CAECUM.

Le polypide de *M. membranacea* est encore relié à la paroi de la loge par un organe qui n'appartient ni au système funiculaire ni à la musculature générale : il s'agit d'un diverticule tubulaire de l'enveloppe péritonéale du caecum. Ce diverticule, particulièrement contractile, part du flanc dorsal du caecum et

vient s'insérer sur la paroi basale, dans la région proximale de la loge, toujours assez près de la paroi latérale, côté caecal (Pl. VIII, 2). Cet organe est visible sur le vivant, en vue dorsale, dans chaque zoécie des exemplaires élevés sur substrat expérimental transparent. Il est masqué en vue frontale par l'anse digestive. Sur matériel fixé il est toujours fortement rétracté et caché par le fond du caecum qu'il attire vers son insertion pariétale. Les anciens auteurs ne l'ont pas signalé.

Ce diverticule est formé d'une gaine de cellules péritonéales qui prolongent directement l'enveloppe péritonéale de la paroi caecale. La cavité centrale est occupée par des fibres musculaires axiales qui prolongent les anneaux musculaires de la paroi digestive, normalement au nombre de quatre. En contraction, les cellules de la gaine péritonéale sont ramassées et prismatiques; en extension, elles s'étirent en quatre bandes longitudinales de cellules fusiformes.

L'insertion du diverticule péritonéal du caecum sur la paroi basale de la loge est entourée d'une couronne de cellules du réseau mésenchymateux pariétal. Les fibres musculaires internes s'insèrent parmi les cellules épithéliales à l'intérieur d'un cercle dessiné par les cellules péritonéales de la gaine qui paraît se raccorder au réseau mésenchymateux pariétal.

L'extension de l'organe est maxima lorsque la couronne tentaculaire du polypide est déployée à l'extérieur. Lorsque le polypide est rétracté, le diverticule présente encore une série de contractions secondaires, de moindre amplitude, qui correspondent aux mouvements du polypide à l'intérieur de la loge et peut-être aux ondes péristaltiques de la paroi digestive.

Le diverticule péritonéal du caecum se forme en même temps que le caecum au moment où une première série de contractions divise le sac digestif primaire simple de la vésicule polypidienne. Avant le renversement de l'atrium tentaculaire vers son orientation définitive, le caecum à peine indiqué présente déjà une petite apophyse cellulaire latérale. Après fixation, l'on constate que ce mamelon conique est déjà rattaché à la paroi basale de la loge.

Cet organe est indépendant du réseau funiculaire avec lequel il ne présente aucune connexion anatomique.

IV. — RESUME ET CONCLUSIONS DE LA PREMIERE PARTIE.

Toutes les zoécies d'une même suite linéaire située dans l'axe d'une direction de croissance dominante proviennent de la prolifération continue d'un bourgeon géant qui croît pendant toute la durée de la vie du zoarium et dont la fraction proximale s'isole périodiquement par formation d'un septum transversal.

Dès l'origine, la paroi embryonnaire du bourgeon comprend à l'état indifférencié les deux feuilletts fondamentaux de la paroi du cystide adulte : l'épithélium et le peritoneum qui ne dérive pas de la prolifération de cellules épithéliales au sommet du bourgeon et dont les deux couches cellulaires, morphologiquement différentes, sont déjà représentées à l'extrême pointe du bourgeon.

Le groupe des cellules épithéliales apicales, palissadiques, présente à la fois des caractères embryonnaires primitifs et une spécialisation des structures cytoplasmiques en relation avec une phase particulière de la sécrétion de l'ectocyste par l'épithélium.

Dans le bourgeon, dès les premiers stades de la différenciation pariétale, la paroi basale, adhérente au substrat, et la paroi frontale, libre, diffèrent par les caractères cytologiques des cellules épithéliales (ribonucléïnes, inclusions lipidiques et Golgi, dimension des cellules), et par l'épaisseur relative des deux couches du peritoneum. Cette disparité s'accroît au cours de la différenciation et de l'organogénèse et se retrouve dans la paroi de la zoécie adulte.

La forme des cellules épithéliales sera plus simple sur la face basale que sur la face frontale en contact avec l'eau de mer. Les deux couches du peritoneum ne participent pas également à l'organisation du réseau pariétal sur les faces basale et frontale de la loge, et ce réseau comprendra sur l'area frontale des éléments cellulaires qui n'existent pas sur la face basale.

De la moitié basale de la loge dérivent toutes les parties du système funiculaire, funicules et leurs ramifications, canal périphérique et communications interzoéciales. De la paroi frontale dérivent le polypide et ses annexes, gaine tentaculaire et oper-

cule, enveloppe péritonéale du polypide et muscles. La connexion entre les organes d'origine frontale et les organes d'origine basale s'établira secondairement après la définition des ébauches.

Du sommet du bourgeon à la première cloison transversale, la différenciation de la paroi est lente et régulière. L'accentuation brusque de l'étalement de la paroi, dans la région proximale du bourgeon, introduit une discontinuité évolutive, un point critique à partir duquel commence l'organogénèse proprement dite. Ce point coïncide avec l'apparition simultanée d'une cloison transversale et d'une ébauche polypidienne, la formation de cette cloison déterminant l'apparition et le niveau des premières rosettes latérales des zoécies adjacentes.

L'étirement de la paroi, dans le sens de la croissance du bourgeon, joue un rôle déterminant dans l'évolution des deux couches du peritoneum.

La première couche du peritoneum, qui tapisse l'épithélium, fournit toutes les parties du système funiculaire, funicules, canal périphérique, cellules spéciales de la rosette. La deuxième couche du peritoneum, qui borde la cavité générale du bourgeon, joue le rôle d'un tissu d'accumulation chargé d'inclusions lipidiques et glucidiques. Elle fournira les cellules de réserves, cellules à inclusions du réseau pariétal basal et frontal et cellules vésiculaires. Les cellules à sphérules réfringentes, au moins celles du bourgeon, proviennent également de la deuxième couche du peritoneum.

Les cellules vésiculaires et sphérulaires ne sont pas libres dans la cavité générale, mais reliées au réseau pariétal ou aux travées funiculaires par leurs prolongements cytoplasmiques. Bien que CALVET les ait rapprochées sous le terme de « leucocytes », elles diffèrent profondément par leur structure, par la nature de leurs enclaves, par leur rôle et par leur mode de formation :

Les cellules vésiculaires proviennent de la dissociation de la deuxième couche du peritoneum, au moment de l'éclaircissement de la région proximale du bourgeon. Elles renferment une énorme goutte d'une substance, mélange ou complexe, qui présente à la fois les affinités des polysaccharides et celles des acides aminés, associée aux inclusions lipidiques les plus volumineuses de la paroi cystidienne. Elles peuvent être considérées comme une forme plus ou moins transitoire d'accumulation et de distribution des réserves; elles appartiennent au réseau pariétal.

Les cellules sphérulaires paraissent issues par division cellulaire, des cellules superficielles de la deuxième couche du perito-

neum; bien que leur rôle n'ait pu être dégagé avec précision, elles participent par une fonction mucocyte à l'élaboration du liquide de la cavité générale et de ce fait peuvent être considérées comme des coelomocytes.

Dans l'étude anatomique du bourgeon et de la différenciation du cystide, il n'a pas été question des parois latérales. Si la différence entre les faces basale et frontale est tranchée, les parois latérales paraissent intermédiaires. Leur moitié basale participe à l'organisation du système funiculaire par la formation des rosettes latérales. Leur moitié frontale, par l'insertion des muscles operculaires et pariéto-vaginaux, participe à celle des organes polypidiens, ou frontaux.

Les branches longitudinales du canal périphérique, qui se forment à la limite des parois basale et latérales dans la moitié distale du bourgeon, sont les premières ébauches d'organes formées par la paroi embryonnaire. L'une des particularités les plus importantes de *M. membranacea* est l'existence de ce canal clos, à paroi endothéliale, communiquant avec les rosettes et les funicules, et rempli d'un liquide qui pourrait être continuellement brassé par les mouvements du polypide. Ce liquide présente les mêmes affinités histochimiques que les réserves accumulées dans le péritoneum embryonnaire. Ce canal, abouché à toutes les communications interzoéciales, pourrait être soit un organe collecteur, soit un organe régulateur des échanges interzoéciaux. Il apparaît tout au moins comme une voie possible de circulation des réserves amenées du polypide vers les rosettes par les funicules et leurs ramifications.

Il est étonnant que ce canal, qui peut atteindre 50 μ de diamètre et qui fait tout le tour de la zoécie, n'ait été l'objet d'aucune investigation depuis sa description par NITSCHÉ en 1871; CLAPARÈDE (1871) signalait, chez la Bugule, un cordon canaliculaire longitudinal que NITSCHÉ rapprochait des « funiculi laterales » de *M. membranacea*. Il est possible que ce canal ne soit qu'une transformation spécifique de cordons funiculaires dans une espèce où la prolifération particulièrement rapide entraîne une accumulation exceptionnelle de réserves dans les tissus embryonnaires du bourgeon. Mais peut-être existe-t-il chez d'autres Chilostomes un organe analogue.

Les anciens auteurs ont longtemps discuté sur la nature nerveuse des funicules et sur l'existence d'une coordination nerveuse interzoéciale. Cette interprétation a été abandonnée en raison de la structure des cellules funiculaires et des relations

anatomiques entre les funicules et l'anse digestive du polypide. Chez *M. membranacea*, un réticule frontal dont les éléments cellulaires sont colorables par le Bleu de Méthylène post-vital, relie entre elles toutes les insertions musculaires frontales. Il n'est pas exclu que ce réticule soit effectivement un système de coordination intermusculaire, et il est possible qu'une partie au moins de ses éléments dérive, comme le système funiculaire, de la première couche du péritoneum embryonnaire.

Deuxième partie

ETUDE EXPERIMENTALE ET VITALE
DE LA CROISSANCE DES COLONIES
ET DU BOURGEONNEMENT

CHAPITRE I

I. — RELATION ENTRE LA DIMENSION DES BOURGEONS ET LEUR CROISSANCE.

Nous avons vu comment, à la grève, l'accélération progressive du bourgeonnement et le retard consécutif du développement zoécial aboutissent à l'allongement considérable des bourgeons situés dans l'axe d'une direction de croissance dominante. En aquarium, quelques mesures, relevées à titre de repères au cours de diverses expériences, semblaient indiquer une relation directe entre la pousse quotidienne des colonies et l'épaisseur de leur frange laiteuse.

Les dimensions du zoarium interviennent dans la mesure où la longueur des bourgeons est fonction du nombre et de l'apport des zoécies fonctionnelles précédentes. Selon un schéma simplifié d'après un calcul de BRONSTEIN : si une zoécie quelconque transforme les aliments ingérés par le polypide en une quantité Q_i par unité de temps de matériel nutritif et d'énergie dont elle consomme une partie et dont elle transmet une fraction α_i à la loge distale suivante, au bout du temps T , la loge n ou le bourgeon terminal de la lignée a reçu : $(\alpha_1 Q_1 + \alpha_2 Q_2 + \alpha_3 Q_3 \dots + \alpha_{n-1} Q_{n-1}) T$.

En attribuant à Q et à α une valeur moyenne, le bourgeon d'une lignée de n loges fonctionnelles reçoit $n\alpha QT$. La formation et l'entrée en fonction d'une nouvelle loge entraînent une élévation relative du potentiel énergétique du bourgeon terminal de $\frac{TQ}{n\alpha TQ} = \frac{1}{n}$, d'autant moins sensible que n est plus grand.

Il faut tenir compte des facteurs influençant la valeur de Q_i et de α_i , de l'âge et de l'état physiologique de chaque colonie, des conditions plus ou moins bonnes de nutrition, d'aération, d'agitation de l'eau, de luminosité, etc. D'une façon générale, toute introduction dans le milieu d'un facteur nocif entraîne immédiatement la réduction de la frange laiteuse et un ralentissement corrélatif de la croissance.

Pour mettre en évidence le rapport entre l'épaisseur de la bordure laiteuse et le rythme de sa prolifération en tenant compte de la variation individuelle, j'ai eu recours aux diagrammes de corrélation, basés sur une série de mesures systématiques. Chaque série portait sur une population de 100 *M. membranacea* récoltés dans un même gîte, au cours d'une même marée, et élevés dans des conditions aussi constantes et aussi favorables que possible.

Pour limiter l'interférence de facteurs complexes tels que la dimension du zoarium ou la situation du bourgeon par rapport à l'axe de la direction de croissance dominante, et pour pouvoir négliger l'accroissement quotidien des sujets, un rectangle standard de 10 cm de long ($n > 100$), conservant la portion la plus axiale et la plus régulière de la frange laiteuse, a été découpé dans chaque colonie après élimination de celles dont la longueur totale était inférieure à 15 cm. La dimension des bourgeons était comprise entre 1 et 4 mm. Quelques centimètres de thalle libre, en avant de la frange laiteuse, préoyaient l'expansion du sujet pour la durée de l'observation.

Chaque jour à heure fixe ont été mesurées à l'aide d'une échelle millimétrée :

- la croissance totale maxima du sujet, à $\frac{1}{2}$ mm près;
- la dimension de la frange laiteuse au point correspondant, en prenant comme limite proximale le niveau moyen des premières cloisons transversales, au $\frac{1}{4}$ de mm près.

Dans les conditions défavorables de l'aquarium, la plupart des colonies s'épuisent vite. Leur bordure laiteuse se réduit soit progressivement, soit par paliers. La croissance s'arrête ou cesse d'être mesurable lorsque le bourgeon devient plus court que $\frac{1}{2}$ mm. Au bout d'une semaine, près de 50 % des sujets sont très affaiblis et je n'ai retenu comme valables que les mesures des quatre premières journées. L'évolution de chaque population a été suivie par un diagramme de corrélation quotidien où chaque colonie a été représentée par un point ayant pour ordonnée sa croissance maxima pendant la période de 24 heures comprise entre deux mesures, et pour abscisse, afin de tenir compte de la réduction générale des bourgeons, la dimension moyenne de la frange laiteuse pendant cette même période. On admet que celle-ci est donnée par la formule $\frac{Lt_1 + Lt_2}{2}$ où Lt_1 et Lt_2 sont les dimensions mesurées au début et à la fin de l'intervalle.

Tous les animaux présentant au cours de la semaine d'observation une lésion, un arrêt ou une réduction brutale de leur frange laiteuse ont été éliminés des diagrammes, soit une perte maxima de 10 %.

Les diagrammes sont très réguliers. Les points sont groupés en un nuage elliptique allongé dont l'aspect, sensiblement constant d'une population à l'autre, prouve l'existence d'une corrélation et indique que celle-ci peut être de la forme $y = ax + b$. L'écart entre la relation réelle et une relation linéaire est assez faible pour que la précision des mesures ne permette pas de le déterminer.

En découpant le diagramme en tranches verticales correspondant à des intervalles égaux de l'abscisse, et en calculant les moyennes horizontales et verticales de chaque tranche, on obtient quelques points assez bien alignés pour pouvoir tracer approximativement la droite de régression. Pour les quatre premières journées des populations ayant bénéficié des meilleures conditions d'élevage et des mesures les plus précises, la pente « a » de la droite a été calculée plus exactement par la méthode des moindres carrés. Ont été calculés également les coordonnées du centre de gravité du nuage des points, les erreurs moyennes dues à la dispersion de ces points et le coefficient de corrélation. Pour les journées suivantes dont les diagrammes n'ont été établis qu'à titre indicatif, la méthode des moyennes par tranches suffisait. Le tableau I donne les résultats numériques correspondant aux diagrammes des figures 15, 16 et 17.

— La pente de la droite varie peu d'une population à l'autre et au cours des premières journées, dans des limites imputables aux erreurs de mesure. Cependant, vers la fin de la période d'observation, les droites tracées à partir des moyennes par tranches montrent une tendance à s'incliner vers l'abscisse à mesure qu'augmente le pourcentage d'animaux épuisés.

— Dans la forme $y = ax + b$, b représente l'ordonnée à l'origine. L'on constate que b est négatif pour l'ensemble des diagrammes, compte tenu de la marge d'erreur calculable. Les droites ne passent jamais par le zéro et coupent toujours l'axe des abscisses en un point x_0 . Sur le tableau I on trouvera les valeurs de x_0 calculées à partir de la pente et du centre de gravité.

— Le coefficient de corrélation est assez bon : il varie entre 0,75 et 0,85, à de rares exceptions près. (Le coefficient d'une corrélation parfaite est 1.)

TABEAU I.
Relation entre la dimension des bourgeons et la croissance.
Calcul de la droite de régression et du coefficient de corrélation.

Popul./jour	Franges laiteuses moyennes en mm		Croissance moyenne en mm/jour		Crois./fr. lt. (pente) mm. jour/mm		Abscisse à l'origine x ₀ en mm		Coefficient de corrélation r
	Valeur	Erreur	Valeur	Erreur	Valeur	Erreur	Valeur	Erreur	
Août 1957 :									
1 ^{er} J.	2,37	± 0,05	5,05	± 0,14	2,07	± 0,17	0,08	± 0,20	0,780
2 ^e J.	2,11	± 0,06	3,74	± 0,15	1,90	± 0,18	0,14	± 0,18	0,744
3 ^e J.	1,81	± 0,06	2,74	± 0,16	2,17	± 0,19	0,55	± 0,11	0,764
4 ^e J.	1,59	± 0,06	2,38	± 0,15	1,93	± 0,16	0,36	± 0,10	0,776
Septembre 1957 :									
1 ^{er} J.	2,46	± 0,07	4,46	± 0,17	1,93	± 0,17	0,15	± 0,20	0,775
2 ^e J.	2,19	± 0,07	2,99	± 0,18	1,94	± 0,16	0,64	± 0,13	0,792
3 ^e J.	1,90	± 0,07	3,04	± 0,17	1,98	± 0,13	0,37	± 0,10	0,848
4 ^e J.	1,68	± 0,07	2,55	± 0,17	2,01	± 0,13	0,41	± 0,08	0,858
Septembre 1958 :									
1 ^{er} J.	2,65	± 0,04	5,08	± 0,15	2,03	± 0,33	0,15	± 0,41	0,539
2 ^e J.	2,36	± 0,06	4,13	± 0,18	1,92	± 0,23	0,20	± 0,26	0,656
3 ^e J.	2,08	± 0,07	3,83	± 0,18	2,08	± 0,19	0,23	± 0,17	0,747
4 ^e J.	1,88	± 0,07	3,31	± 0,21	2,40	± 0,15	0,50	± 0,09	0,860
Septembre 1959 :									
1 ^{er} J.	2,41	± 0,06	4,83	± 0,18	2,32	± 0,21	0,33	± 0,18	0,761
2 ^e J.	2,14	± 0,07	3,90	± 0,18	2,42	± 0,15	0,54	± 0,10	0,866
3 ^e J.	1,87	± 0,07	3,30	± 0,18	2,09	± 0,14	0,29	± 0,10	0,850
4 ^e J.	1,67	± 0,07	3,13	± 0,19	2,24	± 0,14	0,27	± 0,09	0,861
Evolution globale :									
1 ^{er} J.	2,54	± 0,04	5,10	± 0,15	2,03	± 0,12	0,09	± 0,13	0,770
2 ^e J.	2,37	± 0,04	4,21	± 0,18	1,92	± 0,11	0,18	± 0,13	0,748
3 ^e J.	2,17	± 0,04	3,86	± 0,18	2,08	± 0,12	0,08	± 0,14	0,709
4 ^e J.	2,04	± 0,04	3,63	± 0,21	2,40	± 0,12	0,37	± 0,09	0,779
Franges laiteuses isolées. Croiss. totale.									
	2,32	± 0,06	4,16	± 0,18	2,22	± 0,20	0,45	± 0,17	0,757

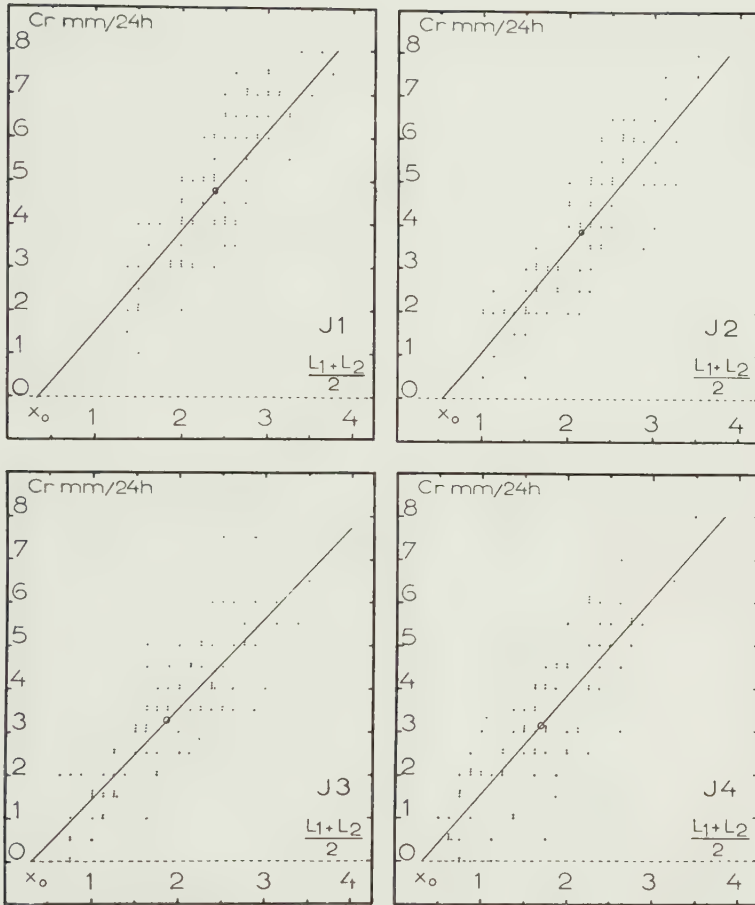


FIG. 15.

Relation entre la dimension des bourgeons (en abscisse) et leur croissance (en ordonnée).

Evolution d'une même population (septembre 1959) au cours des quatre premières journées d'élevage. J1, J2, J3 et J4 : première, deuxième, troisième et quatrième journées.

$\frac{L_1 + L_2}{2}$: dimension moyenne des bourgeons mesurés au début et à la fin de l'intervalle de 24 heures (en millimètres);

2

Cr : croissance du sujet pendant ce même intervalle de 24 heures (en millimètres).

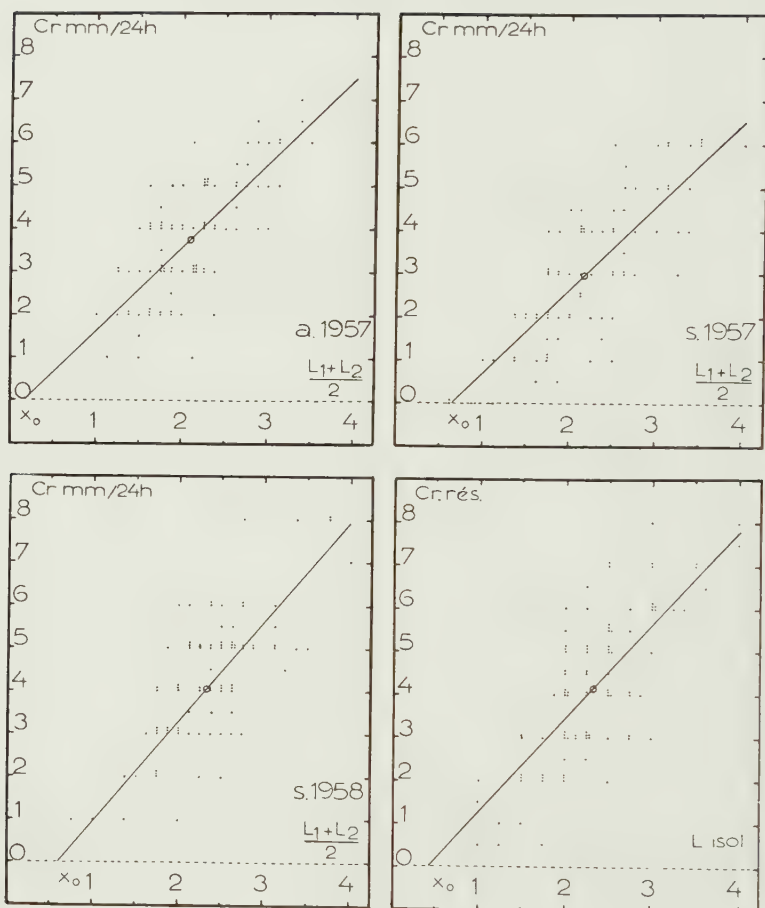


FIG. 16.

Relation entre la dimension des bourgeons (en abscisse) et leur croissance (en ordonnée).

Comparaison de la deuxième journée d'élevage de trois populations différentes (août 1957, septembre 1957 et septembre 1958). — Croissance totale de franges laiteuses isolées expérimentalement.

Cr. rés. : croissance résiduelle totale des bourgeons isolés (durée : 5 jours); L. isol. : dimension initiale des bourgeons isolés.

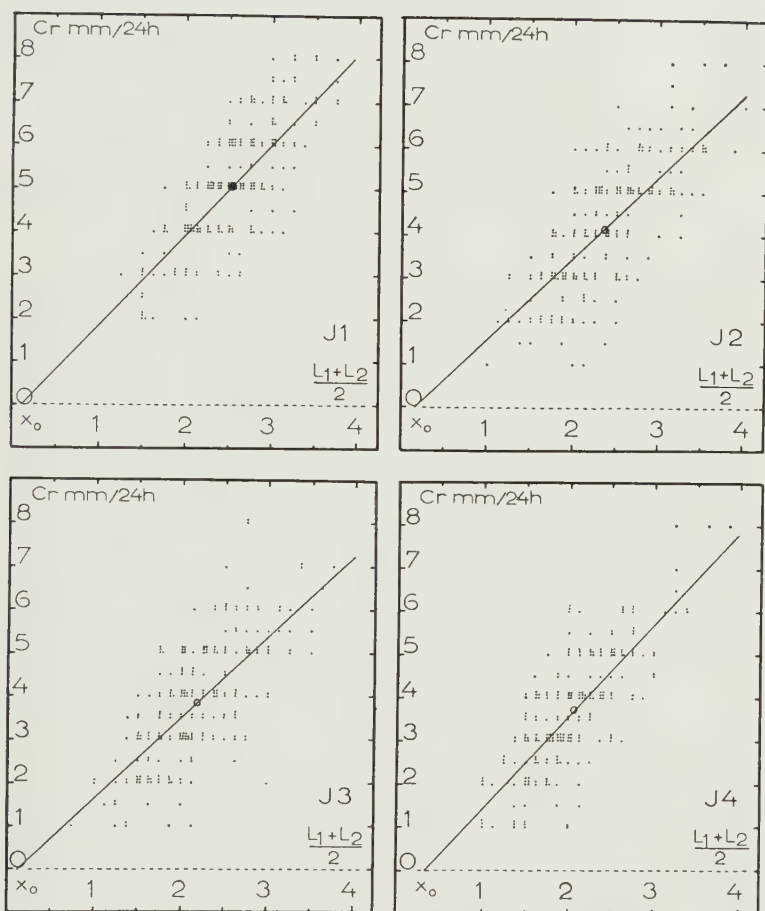


FIG. 17.

Relation entre la dimension des bourgeons (en abscisse) et leur croissance (en ordonnée).

Evolution des quatre populations précédentes (août et septembre 1957, septembre 1958 et septembre 1959) après élimination des sujets ayant présenté des signes d'épuisement rapide.

$\frac{L_1 + L_2}{2}$: dimension moyenne des bourgeons mesurés au début et à la fin de l'intervalle de 24 heures (en millimètres);

Cr : croissance du sujet pendant cette même période (en millimètres).

— L'épuisement progressif des populations se traduit, non par une variation sensible de la pente ou du coefficient de corrélation, mais par un glissement de l'ensemble des points le long de la droite de régression vers l'abscisse. En portant les coordonnées du centre de gravité en fonction du temps sur un graphique, on peut obtenir une courbe d'épuisement de la population, révélant d'autre part les variations brutales du milieu.

La figure 15 groupe les diagrammes des quatre premières journées d'une même population. La figure 16 (1, 2 et 3) compare la deuxième période de 24 heures pour trois autres populations provenant d'un même gîte et récoltées à la même époque de l'année (août-septembre).

La marge de variation individuelle est assez large : les franges laiteuses de 2 mm par exemple poussent de 2 à 5 mm par 24 heures. Mais l'analyse de l'évolution de chaque colonie montre que les croissances les plus faibles correspondent aux cas d'épuisement rapide mettant en cause la signification de la moyenne $\frac{Lt_1 + Lt_2}{2}$.

Les valeurs les plus fréquentes correspondent aux animaux qui se sont bien adaptés et dont la frange laiteuse s'est maintenue ou réduite lentement.

La similitude des droites autorise à compenser la faiblesse numérique des populations, limitées par les moyens de récolte et d'élevage, en faisant la somme de plusieurs séries. La figure 17 donne l'évolution globale des quatre populations des figures 15 et 16 (1, 2 et 3), après élimination de tous les sujets dont les bourgeons s'étaient réduits de plus de 50 % au bout de 5 jours d'aquarium. Comportant les colonies les mieux portantes et groupant un plus grand nombre de points, ces totaux définissent la corrélation avec plus de précision. L'on remarque en particulier que les valeurs de x_0 sont beaucoup plus faibles et plus proches du zéro.

La croissance est fonction de la taille du bourgeon. Devant l'épuisement inévitable de la plupart des colonies on pouvait se demander s'il ne s'agissait pas d'un simple étalement résiduel des bourgeons aux dépens de leurs propres réserves et évidemment proportionnel à leur richesse initiale. Suivant les mêmes méthodes de récolte, d'élevage et de mensuration, j'ai isolé la portion axiale des franges laiteuses de deux nouvelles populations. L'opération consiste en une simple section à la lame de rasoir, en arrière des premières cloisons transversales fermées

pour éviter la perte de matériaux, avec destruction des loges immédiatement proximales. Les bourgeons ainsi isolés poussent encore quelque temps et se cloisonnent transversalement jusqu'à réduction complète. Celle-ci demande de deux à cinq jours. Leurs progrès quotidiens, en fonction de la partie distale que le cloisonnement n'a pas encore rejointe, sont beaucoup plus faibles que ceux de bourgeons équivalents dont la continuité avec la colonie nourricière n'a pas été interrompue. En portant en abscisse la dimension initiale de la frange laiteuse isolée et en ordonnée sa croissance totale, on obtient un diagramme de corrélation très voisin des précédents et dont la droite de régression a une pente du même ordre. Dans un intervalle de 24 heures et dans les conditions expérimentales données, la croissance d'une lignée zoéciale serait donc approximativement égale à l'allongement total dont est capable son bourgeon isolé. L'apport des loges fonctionnelles maintiendrait à chaque instant le tonus énergétique du bourgeon, la croissance de la lignée, indissociable de la prolifération des tissus de la paroi, demeurant proportionnelle à la dimension des bourgeons. Lorsque cet apport devient insuffisant et ne compense plus la consommation, le bourgeon utilise une partie de ses réserves propres, s'épuise, et sa réduction entraîne le ralentissement corrélatif de sa progression. Inversement, l'enrichissement de la lignée aboutit à l'allongement du bourgeon et à l'accélération de la croissance. On le constate couramment lorsque les conditions d'élevage s'améliorent après une période défectueuse.

L'épuisement des animaux en aquarium est lié essentiellement à la diminution du pourcentage de réserves transmises par la zoécie à la périphérie de la colonie. Nous avons vu que les polypides actifs sont de moins en moins nombreux à mesure que le séjour en aquarium se prolonge. Il pourrait y avoir aussi une inhibition de la transmission des réserves par un facteur toxique du milieu, une oxydation insuffisante ou un éclaircissement anormal par exemple.

La relation réciproque qui existe entre la dimension des bourgeons et la rapidité de sa prolifération, et celle qui existe entre la dimension des bourgeons et l'abondance des ressources énergétiques qui lui sont transmises par les zoécies précédentes, rendent compte de l'accélération de la croissance dans une direction déterminée.

Dans une jeune colonie, le rapport périphérie/surface est élevé et les bourgeons, utilisant tout l'espace disponible, s'élargissent et se divisent fréquemment. Chaque division partage les ressources énergétiques de la lignée entre les deux bourgeons issus de sa répartition. A mesure que la colonie s'étend, le rapport périphérie/surface diminue, le cloisonnement est moins fréquent et les bourgeons ont tendance à s'allonger, donc à croître plus vite. L'installation d'une direction préférentielle de croissance sera déterminée par l'apparition d'une inégalité dans le nombre de zoécies des lignées zoéciales, entraînant l'allongement plus rapide d'un groupe de bourgeons de la périphérie. Cette inégalité proviendra par exemple de la forme en cœur de la jeune colonie, elle-même conséquence de l'ordre d'apparition des bourgeons autour des deux ancestrulae.

A partir du moment où cette inégalité existe, l'espace dont disposent les bourgeons marginaux augmente avec la surface du zoarium et ils continuent à se diviser fréquemment. Les bourgeons situés dans l'axe de la plus grande dimension du zoarium, enserrés entre les voisins, se divisent moins souvent, s'allongent plus vite, leur croissance s'accélère et le nombre toujours plus élevé de zoécies formées accentue leur avance.

CHAPITRE II

II. — LA PROGRESSION DU BOURGEON.

II. 1. — MARQUES COLOREES (*).

Sur les préparations histologiques on est frappé par l'évolution régulière de l'épithélium du sommet du bourgeon à sa limite proximale. Les cellules palissadiques apicales, par certaines de leurs caractéristiques cytologiques, représentent le stade embryonnaire le plus précoce de la différenciation pariétale. Les deux couches du peritoneum se définissent à partir d'un massif indifférencié apical. L'ensemble suggère l'idée d'un foyer de prolifération terminal à partir duquel se développeraient les couches superposées de la paroi.

Reprenant un essai inexploité de BRONSTEIN, j'ai utilisé une technique simple de marques colorées, appliquées à intervalles réguliers tout au long du bourgeon, pour voir si le déplacement de ces marques ferait apparaître l'existence d'un blastème terminal ou d'un gradient de prolifération.

Le bourgeon ne pouvant être décollé du substrat sans l'arrêt immédiat de la croissance, l'expérience était obligatoirement limitée à la face frontale. Les marques étaient faites par application sur le bourgeon, préalablement essoré pour éviter toute diffusion, de petites particules de colorant vital sec déposées à l'aide d'une micro-aiguille de verre dont la pointe était renflée en boule pour éviter de blesser l'ectocyste. Le colorant était laissé en contact avec la paroi pendant dix minutes, période maximale au-delà de laquelle l'assèchement des bourgeons risque de provoquer la plasmolyse irréversible de l'apex. Toutes les particules de colorant étaient ensuite soigneusement enlevées à l'aide de mèches de papier Joseph avant de replonger les sujets dans l'aquarium. Dix minutes suffisent à l'imprégnation des cellules épithéliales à travers l'ectocyste. Après un essai comparatif de divers colorants vitaux, le Rouge neutre s'est avéré le plus durable, le moins toxique et donnant les colorations les plus nettes.

(*) Cf. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 94, 1957, LUTAUD.

Les sujets, élevés sur lamelles de verre pour permettre une détection facile des moindres traces colorées, étaient choisis parmi les plus vigoureux, avec des bourgeons de 2 à 3 mm assurant une croissance quotidienne appréciable.

L'emplacement des marques, à intervalles réguliers proportionnels à la longueur des bourgeons, était choisi en fonction de la dimension de ceux-ci et en fonction de la différenciation des tissus. Les marques ont été placées (fig. 18, 1) :

- A l'extrême pointe du bourgeon ou point origine O.
- A une distance du sommet approximativement égale à la largeur du bourgeon, soit $1/6$ environ de sa longueur totale dans le cas moyen d'un bourgeon de 2,5 mm. Ce point que j'appellerai A (apex) correspond au début de l'étalement de l'épithélium et de l'organisation du mésenchyme en deux couches cellulaires distinctes, au niveau des premières cellules sphérulaires et au milieu du mamelon épithélial basal pré-terminal.
- Conservant l'unité d'espacement des marques de $1/6$ définie par la situation du point A, à $1/3$, $1/2$ et $2/3$ du bourgeon, les marques $2/3$ étant toujours situées en avant de la zone proximale éclaircie qui prépare la prochaine loge.

Le plus souvent les marques ont été disposées par paires, 0- $1/3$, A- $1/2$, $1/3$ - $2/3$, pour comparer l'élongation des différentes régions du bourgeon; 200 colonies ont ainsi reçu chacune 5 marques ou paires de marques, après le séjour en aquarium de 48 heures nécessaire à l'installation de leur frange laiteuse sur les lamelles d'élevage. La position et le trajet des marques ont été vérifiés quotidiennement d'après un repère fixe (bord de la lamelle) pendant quatre jours, temps au bout duquel les marques tendent à s'effacer.

Evolution des marques (fig. 18, II).

— Les marques O restent terminales, sans exception, même lorsque la croissance dépasse 2 cm pour la durée de l'observation. Elles ne glissent jamais vers la face basale ou vers la face frontale et restent concentrées. Il arrive quelquefois que l'application d'une marque au sommet du bourgeon arrête sa croissance.

— Les marques A conservent leur position initiale et ne s'étaient pas. Certaines auraient plutôt tendance à se concentrer vers l'avant. Elles ne gênent pas la croissance du sujet. L'on peut en déduire que la totalité de l'accroissement de la lignée a pris place en arrière de A.

— Les marques $\frac{1}{3}$ montrent un début d'évolution : quelques-unes s'écartent faiblement du sommet; l'espace qui sépare deux marques jumelles $O-\frac{1}{3}$ n'augmente pas sensiblement, mais la plupart des marques $\frac{1}{3}$ s'étirent vers l'arrière. L'évolution des marques $\frac{1}{3}$ est plus franche dans les bourgeons les plus longs. A la fin de l'observation, deux cas sont possibles : si la frange laiteuse conserve ses dimensions, les marques évoluent lentement; si elle se réduit, le rapport $\frac{\text{région antérieure à la marque}}{\text{région postérieure à la marque}}$ tend vers 1, et les marques $\frac{1}{3}$, sans déplacement réel, se rapprochent de la position $\frac{1}{2}$.

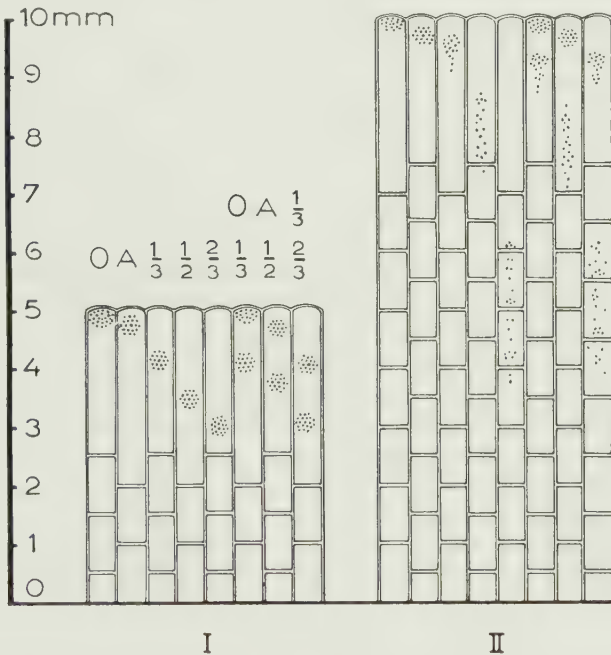


FIG. 18.

Evolution et déplacement de marques colorées appliquées sur la face frontale du bourgeon.

- I : emplacement des marques au moment de leur application sur un bourgeon de 3 mm environ;
 II : emplacement et dispersion des marques 24 heures plus tard, pour une croissance moyenne de 5 mm/jour.

— Les marques $\frac{1}{2}$ s'étalent franchement dès la fin de la première journée et s'éloignent de l'apex. Les marques $A-\frac{1}{2}$ s'écartent. L'évolution des marques est d'autant plus nette que la crois-

sance est plus rapide et s'accroît à mesure que les marques en s'éloignant du sommet se rapprochent de la position $2/3$. Soit le cas typique d'un bourgeon de 3 mm poussant de 5 mm au cours des premières 24 heures : la position $2/3$ est généralement atteinte à la fin de la première journée, ce qui représente un déplacement réel de près de 1 mm, soit $1/5$ de la croissance totale, les $4/5$ étant imputables à la prolifération de la moitié proximale du bourgeon.

— Les marques $2/3$ sont toujours très étalées. Si la croissance est rapide, on les retrouve au bout de 24 heures dans les premières loges formées pendant cette même période. Les cellules colorées, très dispersées, peuvent s'étendre à la surface frontale de deux loges successives, ou s'intégrer aux cloisons transversales et à l'ébauche polypidienne. Les marques jumelles $1/3-2/3$ s'écartent toujours, au cours des premières 24 heures, de plus de la moitié de la croissance totale de la lignée; mais cet écart est toujours un peu inférieur à la croissance totale, ce qui implique la participation de la région comprise entre $2/3$ et la première cloison transversale à l'élongation de la lignée.

Nous avons filmé pendant 12 heures consécutives, au rythme d'une image toutes les 1 minute 20 secondes, l'évolution de marques A et $1/2$, et vérifié la stabilité des marques A.

La croissance du bourgeon n'est donc pas terminale. L'apex n'est pas un blastème de prolifération. Au contraire, les cellules palissadiques apicales, entre O et A, appartiennent à une zone stable poussée en avant par l'élongation des régions moyenne et proximale du bourgeon. A l'exception de cette zone terminale, qui représente de $1/6$ à $1/3$ de la longueur totale du bourgeon, toute la paroi frontale participe à la prolifération et la croissance. Le déplacement inégal des marques, faible à proximité du sommet, de plus en plus accusé à mesure que l'on s'en éloigne, indique un gradient d'élongation croissant du sommet du bourgeon à sa limite proximale. Ce gradient est la résultante de deux processus qui s'ajoutent : la prolifération des tissus, c'est-à-dire les multiplications cellulaires, et l'étalement des cellules et de la paroi que l'on observe sur les coupes histologiques.

Rien ne permet d'affirmer a priori qu'un gradient équivalent régit l'accroissement de la paroi basale du bourgeon.

II. 2. — REPARTITION DES MITOSES EPITHELIALES.

Le développement subterminal du bourgeon est-il normal ou n'est-il qu'une conséquence d'une perturbation ou d'une inhibition partielle de la prolifération annonçant le dépérissement inévitable en aquarium? La répartition des mitoses correspond-elle au trajet des marques colorées, est-elle la même pour les colonies fixées à la grève, saisies à un instant quelconque de leur croissance saine, et pour les témoins conservés en aquarium? Est-elle la même sur les faces frontale et basale du bourgeon?

Des pièces ont été fixées à la grève, au Bouin ou au Zenker, prélevées dans des colonies en excellent état, n'ayant subi ni émergence ni insolation au cours de la marée basse. Des témoins ont été prélevés sur les mêmes colonies ramenées au laboratoire, après un séjour en aquarium de 24 heures. Parallèlement à l'expérience des marques colorées, la dimension des bourgeons choisis était comprise entre 2 et 3 mm. Les coupes, sériées, ont été colorées par la technique de Feulgen-Rossenbeck. Pour chaque pièce les mitoses ont été dénombrées sur 5 bourgeons successifs et la position relative de chaque division cellulaire, déterminée au micromètre oculaire, a été reportée exactement sur papier millimétré.

Un tableau comparatif de la répartition des mitoses dans l'épithélium frontal a déjà été publié (LUTAUD, 1957); les mitoses y sont classées par tranches de $1/6$ correspondant aux intervalles choisis pour les marques. Bien que les multiplications cellulaires soient moins nombreuses chez les témoins, leur répartition est la même que chez les animaux fixés à la grève. La réduction du bourgeon en aquarium correspond à une prolifération moins intense des tissus de la paroi sans modification de la participation relative des différentes régions du bourgeon.

Les mitoses épithéliales sont rares ou absentes parmi les cellules palissadiques apicales. Sur la face frontale il y en a très peu à proximité du sommet. Elles s'intensifient progressivement vers la fin du premier tiers, où le déplacement des marques colorées devient perceptible, et atteignent leur maximum entre $1/2$ et $2/3$ du bourgeon. Elles se raréfient dans la zone d'éclaircissement proximale, à proximité de la cloison transversale en formation. Il faut à ce stade tenir compte du fait qu'à surface égale les cellules épithéliales sont moins nombreuses dans la région proximale du bourgeon que dans sa région moyenne en raison de leur étalement. On trouve encore quelques mitoses, au-delà

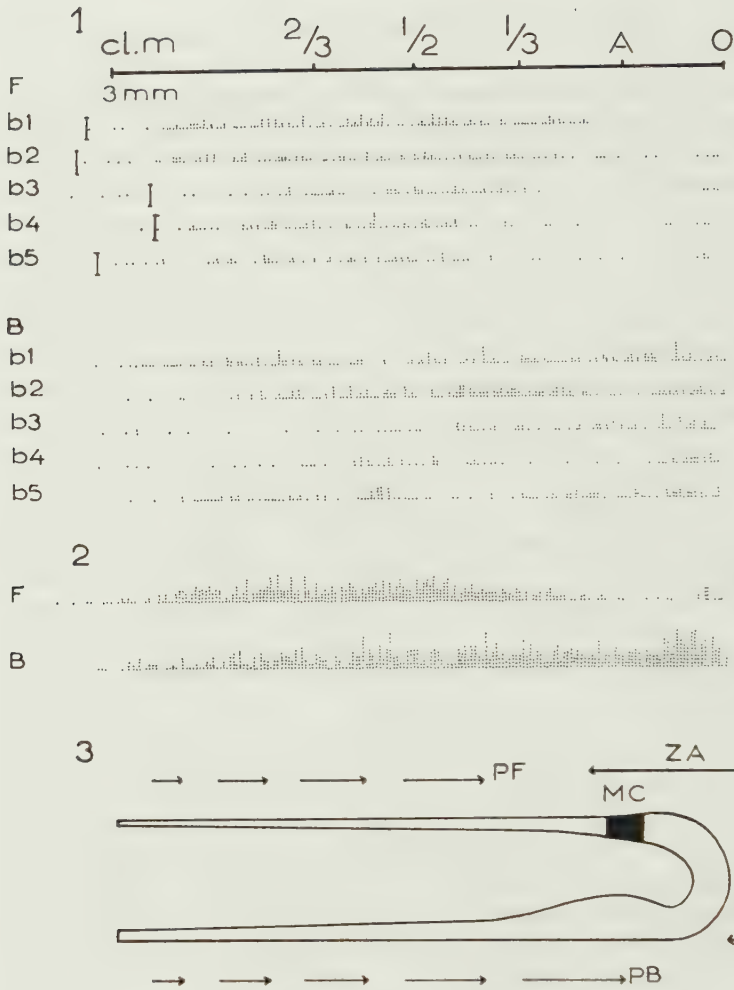


FIG. 19.

Répartition des mitoses épithéliales dans le bourgeon (transcription graphique).

1 : analyses partielles de cinq bourgeons adjacents successifs d'environ 3 mm de long ;

F : faces frontales ;

B : faces basales ;

O : sommet du bourgeon ;

cl.m. : niveau moyen des premières cloisons transversales ;

2 : somme par projection des analyses partielles.

3 : interprétation de la stabilité des marques colorées apicales :

MC : emplacement d'une marque A ;

PF et PB : direction et intensité relative des pressions s'exerçant au sommet, dues à la prolifération de l'épithélium frontal et l'épithélium basal ;

ZA : zone apicale, pauvre en mitoses, où PF et PB s'annulent.

de la première cloison, dans la jeune loge incomplètement fermée.

L'épithélium basal est plus épais que l'épithélium frontal. Dans l'ensemble, les mitoses sont plus nombreuses. Leur répartition d'un bout à l'autre du bourgeon est plus uniforme. Elles sont déjà fréquentes près du sommet et dans les cellules surélevées du mamelon pré-terminal; elles diminuent plus tôt à l'approche de la cloison transversale. Elles sont en quelque sorte légèrement décalées vers le sommet par rapport aux mitoses frontales : sur la face frontale les divisions cellulaires sont plus nombreuses dans la moitié proximale du bourgeon que dans la moitié distale. Sur la face basale, c'est l'inverse.

La figure 19, 1 donne une transcription graphique de la distribution des mitoses épithéliales frontales et basales dans un cas typique. Elle groupe les numérations portant sur 5 bourgeons adjacents situés dans la partie axiale de la bordure laiteuse. Chaque point représente une division cellulaire dans sa position exacte. La figure 19, 2 donne la somme par projection des analyses partielles.

La répartition des mitoses frontales coïncide avec les déplacements des marques colorées. Elle met en évidence la très faible participation des cellules palissadiques apicales à la prolifération des tissus. Elle montre que la zone stable poussée en avant par la prolifération des régions précédentes ne s'étend pas à la face basale et est limitée au ras du substrat. La répartition des mitoses frontales pourrait être exprimée par une courbe en cloche asymétrique et diffère légèrement du gradient d'élongation croissant qu'indiquent les marques colorées; différence qui s'explique par l'étalement de plus en plus accentué des cellules au cours de la différenciation.

On pourrait envisager, au sommet du doigt de gant que représente le bourgeon, une région où l'étalement de la paroi et les divisions cellulaires seraient bloqués par la poussée réciproque des parois en expansion s'exerçant au sommet, répercussion de la prolifération et de l'étalement des tissus limités d'un côté par l'immobilité des loges déjà formées (fig. 19, 3). Selon cette interprétation, la zone apico-frontale stable devrait être d'autant plus étendue que le bourgeon est plus long et sa croissance plus rapide, c'est-à-dire que la pression qui s'exerce au sommet est plus forte. C'est en fait ce que l'on constate d'après la comparaison des déplacements de marques colorées, bien que la zone stable ne soit pas exactement proportionnelle à la longueur du bourgeon.

Le décalage frontal de la zone bloquée pourrait peut-être s'expliquer par l'épaisseur relative des faces frontale et basale et par l'adhérence de celle-ci au substrat.

II. 3. — ROLE DES CELLULES PALISSADIQUES APICALES DANS LA PROGRESSION DU BOURGEON.

Nous avons filmé en accéléré, à fort grossissement (occ. 2 × obj. imm. eau 16 et 8), la progression de la pointe du bourgeon le long du substrat. Nous avons alors observé *un mouvement d'oscillation des cellules palissadiques apicales*, mouvement que nous avons régulièrement retrouvé par la suite (fig. 20, 1 et 2), n'affectant que la région tout à fait terminale du bourgeon.

En vue frontale, le sommet du bourgeon a une forme quadrangulaire. La bande transversale des cellules épithéliales terminales, un peu déprimée au centre, est brusquement coudée à l'angle des bourgeons adjacents où elle s'épaissit légèrement.

Les cellules palissadiques terminales s'inclinent d'abord vers l'un des angles dans un mouvement d'ensemble qui gagne de proche en proche toute la largeur du bourgeon. On voit distinctement les cellules s'incliner et leurs sommets glisser sous l'ectocyste. L'inclinaison des cellules s'arrête contre le bourgeon adjacent et n'affecte pas le début de la cloison longitudinale. Après un bref temps d'arrêt, le mouvement s'inverse et les cellules basculent de l'autre côté. A chaque phase alternée l'inclinaison des cellules a pour effet leur concentration et leur surélévation à l'angle vers lequel s'oriente et vient buter le mouvement d'ensemble; à l'angle opposé au contraire, les cellules moins serrées s'élargissent et s'abaissent légèrement. A chaque période correspond un progrès du bourgeon qui avance ainsi par saccades.

Sur les échantillons filmés, les deux phases alternées durent de 20 à 30 minutes. En première approximation il semble que la période soit d'autant plus courte que la croissance est plus rapide; pour pouvoir l'affirmer, il faudrait réaliser un grand nombre de séquences comportant chacune un relevé précis du taux d'accroissement. Autant que l'on puisse en juger sur les trois ou quatre bourgeons inclus dans le champ au plus faible des grossissements employés, il n'y a pas synchronisme de phase entre deux bourgeons contigus, ce qui aurait supposé d'ailleurs le synchronisme de tous les bourgeons d'une même colonie; un tel synchronisme serait en contradiction avec toute relation entre le rythme de la croissance et la période d'oscillation.

Si l'on relève la mise au point vers la face frontale, l'oscillation devient confuse, contrariée, puis s'annule. L'orientation de l'inclinaison des cellules n'est pas parfaitement transversale, mais plus complexe et légèrement orientée vers le substrat. Nous avons observé une surélévation des cellules à l'angle vers lequel

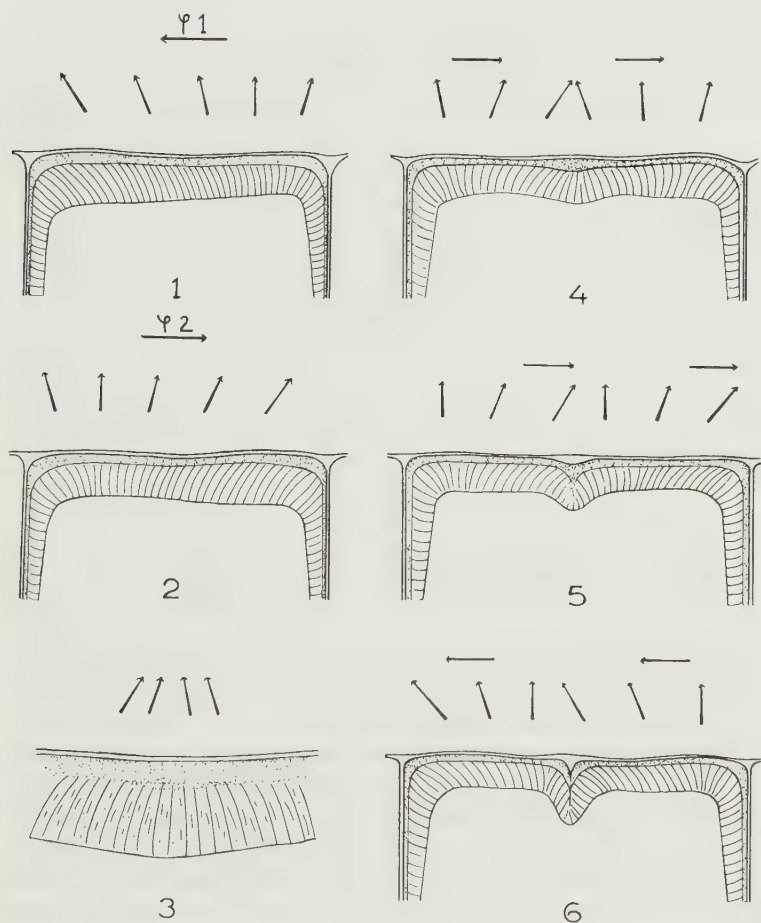


FIG. 20.

Oscillation des cellules palissadiques apicales.

- 1 et 2 : phases alternées de l'oscillation normale;
 3 : apparition d'un point de convergence annonçant la formation prochaine d'une cloison longitudinale.
 4, 5, et 6 : bipartition du bourgeon (d'après 3 photographies prises à intervalles de 20 minutes).

Les flèches obliques indiquent l'inclinaison des cellules; les flèches horizontales indiquent le sens du mouvement d'ensemble.

s'incline l'ensemble; on pourrait peut-être expliquer le bourrelet épithélial pré-terminal de la paroi basale du bourgeon comme une concentration cellulaire semblable au point où le groupe apical, dans son oscillation légèrement oblique, vient buter contre le substrat. En effet, le bourrelet basal, plus marqué à proximité des parois latérales, ressemble aux groupes cellulaires angulaires qu'il prolonge histologiquement.

Dans le film qu'il a réalisé sur la croissance phototropique des rameaux de *Bugula avicularia* (L.), SCHNEIDER montre une inclinaison des cellules de la pointe du bourgeon vers la source lumineuse. Nous nous sommes alors demandé si l'oscillation que nous avons observée n'était pas due aux éclaircissements intenses que nécessite la prise de vue, avec une source lumineuse située sous la face basale de l'animal. Mais nous avons retrouvé l'orientation alternative de l'épithélium apical et l'épaississement alterné des angles, en prenant une photographie toutes les 20 minutes, le sujet étant maintenu dans l'obscurité entre-temps.

L'oscillation des cellules palissadiques apicales apparaît donc comme un processus normal. Elle implique une relative liberté des cellules apicales par rapport à l'ectocyste et un brassage permanent des sécrétions du pôle externe.

II. 4. — CLOISONNEMENT LONGITUDINAL. BIPARTITION DU BOURGEON.

A mesure qu'augmente la surface couverte par la colonie les bourgeons périphériques ou favorablement situés dans la courbure du front de prolifération ont tendance à s'évaser et à se cloisonner longitudinalement. Dans les jeunes colonies, comme chez la plupart des autres Chilostomes à zoarium encroûtant, les zoécies formées deviennent de plus en plus larges jusqu'au moment où apparaît, en même temps qu'une nouvelle cloison transversale, un sillon qui partage le bourgeon très court et large en deux bourgeons plus étroits. L'accélération de la croissance et le retard consécutif du cloisonnement transversal entraînent la dissociation du cloisonnement transversal et du cloisonnement longitudinal. Chez *M. membranacea*, la bipartition de la lignée est un clivage qui commence au sommet du bourgeon géant, à bonne distance de la dernière loge formée (Pl. I, 4). Dans la frange laiteuse on observe généralement plusieurs bourgeons incomplètement partagés à partir de l'apex par une cloi-

son longitudinale que le cloisonnement transversal n'a pas encore rejointe.

Des marques colorées ont été placées à l'extrémité proximale de cloisons incomplètes atteignant $1/6$ (A), $1/3$, $1/2$ et $2/3$ du bourgeon selon les normes de l'expérience précédente. Les marques O n'ont donné aucun résultat. Outre la difficulté de prévoir quels bourgeons seront susceptibles de se diviser, il semble que le colorant vital, ou la période d'assèchement nécessaire à son application, provoque une lésion suffisante pour inhiber les premières étapes de la division.

Les cellules colorées ne s'intègrent pas à la cloison longitudinale comme c'est le cas pour les cloisons transversales. Les marques se déplacent et s'étalent normalement, indépendamment de la nouvelle cloison. Elles se clivent simplement au niveau où l'ectocyste de cette cloison se confond avec celui de la paroi frontale. C'est surtout frappant pour les marques en A et $1/3$ qui, restant terminales, laissent loin derrière elles l'origine de la cloison.

Si l'on mesure, 24 heures après le début de l'indentation primitive, la longueur de la nouvelle cloison, l'on s'aperçoit qu'elle est sensiblement égale à la croissance totale, pendant cette même période, des deux lignées qu'elle sépare. Son accroissement a entièrement pris place en avant de son origine et elle a été simplement rejointe par le cloisonnement transversal. Une fois amorcée, la cloison longitudinale ne s'enfonce pas vers l'intérieur du bourgeon, mais s'allonge à mesure que les deux bourgeons issus de la bipartition progressent le long du substrat, ce que confirme l'étude cinématographique à faible grossissement.

Or la cloison prend naissance à l'extrême pointe du bourgeon parmi les cellules palissadiques apicales animées d'un mouvement d'oscillation régulier. Au début elle s'amorce à partir de l'invagination de quelques cellules palissadiques apicales dans la région même où l'immobilité des marques colorées indique la non-participation de ces cellules à la prolifération des tissus (Pl. I, 5).

Si l'on observe avec soin les bourgeons les plus larges dont la dimension annonce une division prochaine, l'on discerne chez quelques-uns d'entre eux une perturbation de l'alignement régulier des cellules apicales : au centre de l'apex est apparu un point de convergence des cellules, convergence qui s'accuse progressivement et devient le siège d'une hypersécrétion de l'ectocyste

(fig. 20, 3 et 4). Bientôt les cellules dont les sommets convergent ont tendance à devenir plus hautes et à faire hernie dans la cavité générale. A leur niveau se développe un bourrelet mésenchymateux interne. Puis apparaît une indentation en V de l'ectocyste : c'est le début de la nouvelle cloison.

Les délais de mise au point étant assez longs, nous n'avons pas réussi à filmer les prémices de l'indentation primitive et la première perturbation de l'oscillation périodique, très rapides et difficiles à prévoir. Sur les premières images que nous avons pu saisir, le point de convergence est déjà net. L'oscillation alternée continue, mais le point de convergence représente un hiatus de part et d'autre duquel les deux moitiés du bourgeon ne sont plus en phase. A chaque phase qui ramène les cellules de l'une des deux moitiés vers le centre, celles-ci viennent buter contre les cellules de l'autre moitié dont l'inclinaison est un peu différente. Chaque fois les cellules médianes s'enfoncent un peu plus dans la cavité générale, l'indentation de l'ectocyste s'accuse. Très rapidement l'oscillation n'atteint plus les cellules les plus profondes, distancées par la progression du sommet; le sillon s'accroît et se transforme en un double pli épithélial.

Il est difficile de déterminer si la perturbation initiale de l'oscillation est la conséquence ou la cause de la formation d'une nouvelle cloison. Il n'est pas exclu que l'évasement du bourgeon introduise un léger retard d'un angle à l'autre dans l'inclinaison des cellules, retard qui s'accentuerait jusqu'à l'apparition d'une contradiction locale.

Quoi qu'il en soit, la formation de la cloison longitudinale diffère profondément de celle d'une cloison transversale : l'invagination circulaire par laquelle débute celle-ci commence à un stade déjà avancé de la différenciation de la paroi. L'invagination apicale se produit au contraire dans la région la plus embryonnaire du bourgeon. Mais les deux modalités, pour différentes qu'elles soient, ont un point commun : la formation de la cloison transversale, comme celle de la cloison longitudinale, coïncide avec une rupture de la régularité épithéliale : chute soudaine de la hauteur cellulaire pour le septum transversal, perturbation de l'oscillation périodique pour la cloison longitudinale.

CHAPITRE III

III. — LES CONDITIONS SPATIALES DE L'EXPANSION DE LA LIGNEE.

III. 1. — EXPANSION D'UNE LIGNEE ISOLEE.

III. 1. 1. — *Faux stolons.*

Il n'y a entre deux bourgeons contigus ni communication directe des cavités générales ni rosettes. Le bourgeon de la frange laiteuse est un sac clos, indépendant, dont la seule liaison anatomique avec les voisins est la sécrétion commune de l'ectocyste des parois latérales. Dans certaines conditions indéterminées de l'élevage la cohésion du front de prolifération s'affaiblit. En temps normal, les bourgeons marginaux, retenus d'un côté par les voisins, entraînés de l'autre par les bourgeons plus rapides de la bordure laiteuse, s'étirent obliquement, donnant au front de progression son contour arrondi. La première manifestation d'une cohésion, d'une adhérence réciproque moins forte est l'arrêt par gradins successifs des lignées marginales. Puis une fissure longitudinale peut séparer l'ectocyste des cloisons longitudinales en deux couches accolées. Enfin, les bourgeons tendent à se séparer et à s'écarter les uns des autres.

Il arrive quelquefois qu'un bourgeon primitivement situé dans l'axe de la direction de croissance devienne secondairement marginal après arrêt unilatéral des lignées adjacentes, se détache de la frange laiteuse et croisse beaucoup plus rapidement que celle-ci (Pl. I, 4) : ce bourgeon s'amincit, devient stoloniforme, terminé par un petit groupe de cellules palissadiques disposées en demi-lune. A l'extrémité proximale, la paroi s'éclaircit et se différencie, mais le cloisonnement transversal tend à disparaître. Parmi ces stolons aberrants, tératologiques, certains possèdent encore quelques cloisons transversales espacées qui les divisent en segments beaucoup plus allongés et plus étroits qu'une zoécie, toujours dépourvus d'ébauche polypidienne et de rosettes latérales dans leur partie libre. D'autres ne sont pas cloisonnés et res-

semblent à des rhizoïdes tout en conservant leur caractère encroûtant. L'un d'eux, entièrement dépourvu de cloison transversale et rectiligne, a dépassé la frange laiteuse de 14 mm en 5 jours : deux fois plus étroit qu'un bourgeon normal, il avait poussé deux fois plus vite. Un autre, s'écartant d'abord de la colonie et divisé en trois segments, a décrit une boucle et s'est rabattu contre la colonie; au point de contact s'est développé un foyer cellulaire lenticulaire semblable aux ébauches de rosettes latérales.

Ces stolons se forment aussi bien sur algue que sur lamelle de verre. Ils apparaissent après une quinzaine de jours en aquarium. Mais on peut en trouver à la grève.

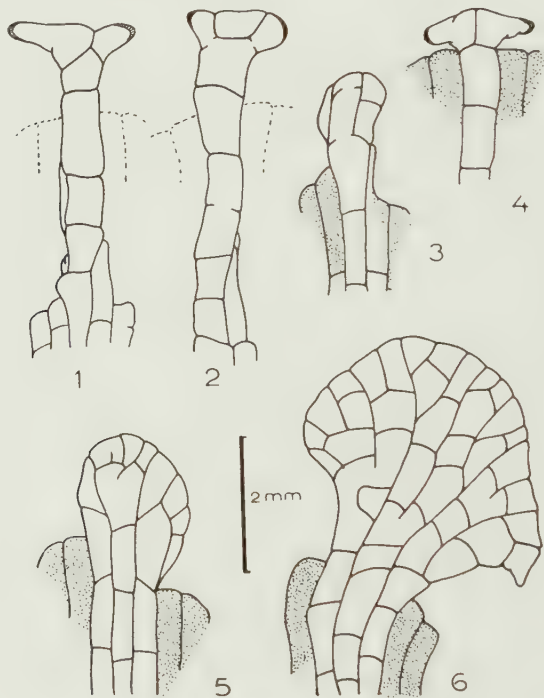


FIG. 21.

Expansion de bourgeons expérimentalement libérés de la pression des bourgeons adjacents. (Chambre claire.)

- 1, 2 : expansion d'un bourgeon isolé à l'aiguille 48 h après l'intervention;
3, 4 : expansion d'un bourgeon isolé au microcautère 48 h après l'intervention;
5 : expansion d'un groupe de 3 bourgeons, 48 h après l'intervention;
6 : expansion d'un groupe de 3 bourgeons, une semaine après l'intervention.

III. 1. 2. — *Lignées isolées expérimentalement.*

Si l'on isole un bourgeon situé au milieu de la frange laiteuse, en détruisant à l'aiguille ou au microcautère les bourgeons qui l'encadrent, il n'y a jamais formation de stolons aberrants.

Au contraire, dès que le bourgeon opéré n'est plus canalisé entre les bourgeons adjacents, sa croissance axiale ralentit et il tend à s'évaser au sommet. Un bourgeon de 3 mm par exemple, dont on pouvait escompter une croissance normale de 4 à 6 mm par 24 heures, n'a progressé que de 1 ou 2 mm 48 heures après l'intervention. Il s'est gonflé, élargi, et s'est cloisonné transversalement jusqu'au bout. La pointe s'est évasée en forme de T et divisée en deux ou trois bourgeons courts par cloisonnement longitudinal ou oblique irrégulier (fig. 21, 1 à 4). C'est le début d'un retour à la croissance périphérique lente qui est celle des jeunes colonies à partir des ancestrulae.

De même, un groupe de deux ou trois bourgeons isolés croît en éventail comme les lobes régénérés au printemps par les débris des colonies de l'année précédente.

III. 2. — OBSTACLES.

III. 2. 1. — *Lignées bloquées.*

Il arrive qu'un bourgeon de la frange laiteuse soit comprimé, débordé et bloqué par les bourgeons adjacents. Il se forme alors un éperon laiteux, conique, épais, qui apparaît en relief sur la trame régulière de la colonie (fig. 22).

Il s'en forme en abondance si l'on expose au soleil des colonies qui viennent d'être récoltées à la grève. Il s'en forme presque toujours contre l'insertion des lamelles d'élevage à partir de bourgeons ralentis par un débris végétal ou par une bulle d'air enfermée dans le mucus qui s'écoule de la blessure du thalle. Si l'on cautérise très légèrement la pointe d'un bourgeon, lésion trop faible pour arrêter sa croissance, suffisante pour la ralentir, le retard suffit pour que les bourgeons adjacents intacts dépassent le bourgeon opéré, s'évasent et se rejoignent, enfermant définitivement la pointe cautérisée.

A la suite d'une insolation plusieurs bourgeons peuvent devenir coalescents au sommet par éclatement partiel des cloisons longitudinales et confluer en un seul éperon terminal.

Après arrêt de la croissance, la différenciation et l'étalement de la paroi ainsi que le cloisonnement transversal se poursuivent normalement à l'extrémité proximale du bourgeon bloqué. Avec chaque nouvelle loge formée le moignon terminal devient plus dense, la différenciation et le cloisonnement plus difficiles. Les zoécies formées sont de plus en plus courtes et de plus en plus chargées en cellules sphérulaires. Le développement polypidien est ralenti. Il est le plus souvent inhibé dans les loges

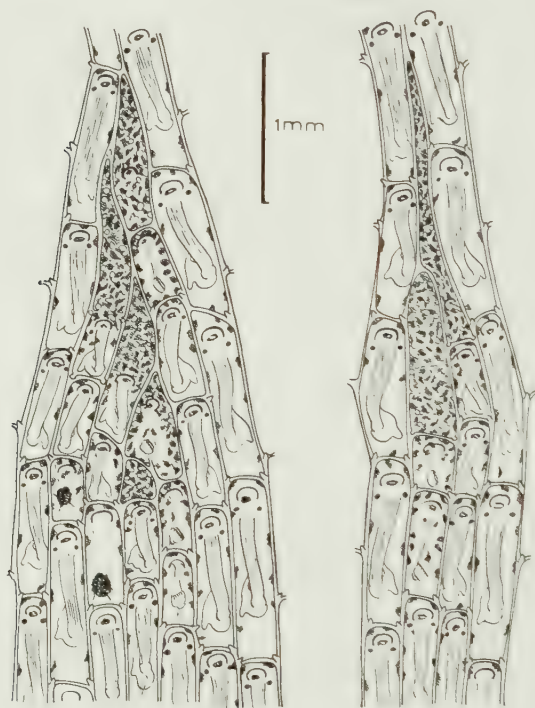


FIG. 22.

Bourgeons bloqués par l'expansion des lignées adjacentes, (Chambre claire.)

pré-terminales dont la paroi n'a pu s'étaler normalement; l'ébauche polypidienne de la dernière loge formée peut stagner plusieurs jours à l'état de double vésicule ou de tulipe courte, avec une gaine tentaculaire inachevée, avant de se développer au ralenti ou d'avorter. La dernière cloison transversale est souvent incomplète; le développement des épines portées par

les dernières cloisons est également inhibé. Il arrive qu'un opercule se forme, indépendamment de toute ébauche polypidienne, dans la paroi épaisse du moignon terminal à la place où il serait apparu s'il s'était formé une loge supplémentaire.

Sur les coupes histologiques d'éperons de formation récente, les cellules épithéliales sont palissadiques, hautes et pressées les unes contre les autres; leurs noyaux sont déformés et leur cytoplasme, moins basophile que la normale, est fortement vacuolisé. Les leucocytes sphérulaires sont excessivement nombreux et présentent des figures d'altération. Les inclusions A.P.S. positives envahissent la cavité générale.

Après un délai de stagnation de quelques jours à quelques semaines, l'éperon finit par s'éclaircir et s'affaïsser; les cellules sphérulaires disparaissent; le mésenchyme s'organise en un réseau désordonné de travées funiculaires. Il ne reste bientôt qu'une hétérozoécie triangulaire.

III. 2. 2. — *Obstacles naturels. — Rencontre de deux colonies.*

Divers obstacles ou aspérités peuvent se trouver à la surface du thalle sur le trajet du *M. membranacea*, offrant au front de prolifération un barrage provisoire ou définitif selon leur nature, leur étendue ou la vigueur de la colonie : perforations ou cicatrices en relief du thalle, bord des digitations de l'algue, Spirorbes, tubes d'Autolytidés, bouquets d'Hydrides, *Patina pellucida* (Linné), autres Bryozoaires, épiphytes, etc.

D'une façon générale l'on observe :

— qu'un obstacle saillant mais offrant une pente douce et une surface lisse est plus aisément franchi qu'un obstacle bas et abrupt. C'est ainsi que j'ai pu observer une *Patina pellucida* de près de $\frac{1}{2}$ cm de haut, à demi recouverte par la frange laiteuse d'un *M. membranacea* particulièrement actif;

— qu'à hauteur et étendue égales, une surface hétérogène est un obstacle plus efficace qu'une surface lisse;

— qu'un obstacle léger, tube d'Autolytus, cicatrice du thalle par exemple, aisément franchi par une frange laiteuse moyenne, arrête définitivement les lignées marginales ou le bord de jeunes colonies;

— que, d'après les mesures de croissance quotidiennes relevées en aquarium, le passage d'un obstacle, même s'il s'agit d'une perforation ou d'une section franche du thalle, entraîne un ralentissement et une légère réduction provisoire des bour-

geons: si l'obstacle est rapidement franchi, les bourgeons s'allongent de nouveau au-delà et leur prolifération retrouve le rythme initial. Le ralentissement des bourgeons et leur réduction sont fonction de la surface de l'obstacle et du temps nécessaire pour le franchir.

Un cas particulièrement fréquent est la rencontre de deux colonies ou de deux lobes d'une même colonie. La croissance des lignées affectées par la rencontre est bloquée. Une suture bien visible, double rangée d'hétérozoécies engrenées en chevrons, indique définitivement la démarcation entre les deux lobes. Il arrive qu'un petit groupe de lignées déborde l'obstacle et recouvre le zoarium adverse sur quelques centimètres, présentant tous les symptômes d'une croissance lente et difficile, zoécies courtes et ramassées, renforcement de l'exosquelette, réduction par gradins du front de prolifération.

Il est facile de provoquer expérimentalement une rencontre : il suffit de choisir une digitation de *Laminaire* recouverte sur ses deux faces par deux *M. membranacea* dont les franges laiteuses développées annoncent une croissance rapide. On coupe l'algue au ras de la frange laiteuse la plus avancée qui contourne la section, passe sur l'autre face du thalle et pousse directement vers l'autre colonie. Selon l'angle de la rencontre on peut distinguer deux cas extrêmes :

— En cas d'affrontement axial, l'arrêt est brutal. Jusqu'au moment où les pointes des bourgeons se touchent l'on n'observe aucune perturbation, aucun ralentissement anormal de la croissance, aucun effet de répulsion ou tactisme négatif. Dès que les pointes des bourgeons se heurtent, elles se déforment, épousant tous les festons, tous les interstices de la frange laiteuse opposée pour s'engrener exactement. Pris entre l'obstacle et la poussée des régions précédentes, dont la différenciation et l'étalement se poursuivent, l'apex se renfle et se cambre. Le bord légèrement redressé des deux franges laiteuses face à face évoque le tout début d'une phase bilaminée dressée qui n'évoluerait pas. Il peut arriver que les bourgeons appartenant à la colonie la plus rapide se rabattent en enfermant la pointe des bourgeons opposés.

— Lorsqu'une colonie en aborde une autre selon un angle aigu ou tangentiellement, elle ne parvient jamais à recouvrir le zoarium adverse. Les lignées affectées par l'obstacle ont tendance à dévier : bloquée d'un côté par l'obstacle, entraînée de l'autre par le bourgeon adjacent encore libre, la pointe du bour-

geon se déforme et se courbe, exerçant une pression sur le bourgeon voisin qui dévie à son tour. L'effet de proche en proche est bientôt amorti par la résistance des lignées voisines poussant énergiquement dans la direction initiale. Les bourgeons bloqués s'amenuisent et la suture est alors marquée par une série d'éperons coniques.

III. 2. 3. — *Obstacles artificiels.*

On peut interposer sur le parcours du *M. membranacea* des lames de verre, d'argent ou de platine, insérées verticalement ou selon un angle variable dans le thalle de l'algue.

Pour des angles compris entre 90° et 120° , plus de 25 % des sujets parviennent à s'installer sur l'obstacle artificiel après un temps d'arrêt allant de quelques heures à 48 heures. Dans le cas le plus favorable, les bourgeons peuvent surmonter l'obstacle, en parcourir les deux faces et se réinstaller de l'autre côté sur la cuticule végétale. Le pourcentage de réussite est le même sur verre, argent, ou platine.

Deux conditions sont nécessaires pour que les bourgeons puissent pousser sur le support expérimental :

— il faut que celui-ci soit parfaitement immobile; l'échec est certain s'il y a le moindre jeu dans l'insertion de la lame;

— il faut que l'angle imposé à la pointe des bourgeons soit supérieur ou égal à 90° ; tout obstacle surplombant est infranchissable.

Les bourgeons sont d'abord bloqués par l'obstacle. La différenciation de la paroi et le cloisonnement transversal se poursuivant, les bourgeons deviennent de plus en plus courts et renflés. L'apex se redresse et la partie terminale de la face basale s'applique contre l'obstacle. La pointe des bourgeons, si la réduction n'est pas excessive, peut alors glisser le long de la lame et s'y installer. Lorsque l'adhérence est insuffisante, le bourgeon s'altère; si on retire l'obstacle après un arrêt de 24 heures, les bourgeons écourtés peuvent reprendre leur croissance sur l'algue. Au bout de 48 heures l'arrêt est définitif et la lésion irréversible.

Dans les dernières loges formées pendant la période d'arrêt le développement des polypides est toujours en retard sur celui des polypides de même rang dans les lignées voisines demeurées libres. Il est complètement inhibé dans la dernière loge des lignées bloquées ainsi que dans les zoécies coudées à la base d'un obstacle franchi.

Au contraire, lorsque la frange laiteuse parvient au bord d'une section ou d'une perforation du thalle ou encore au sommet d'une lame obstacle, la pointe des bourgeons se rabat une première fois sur la tranche, une deuxième fois pour passer sur la face inférieure du support. Il n'y a pas discontinuité dans l'adhérence de la face basale au substrat et le passage est toujours facile. Le franchissement de l'obstacle est cependant marqué par un léger ralentissement de la prolifération, plus marqué si l'angle imposé à la pointe du bourgeon est plus aigu. Les polypides des zoécies coudées se développent jusqu'au stade fonctionnel.

Il ressort de ces quelques observations :

— que l'adhérence au substrat de la pointe du bourgeon est indispensable à sa progression;

— que la différenciation de la paroi et le cloisonnement transversal se poursuivent indépendamment de la progression du sommet, mais deviennent de plus en plus lents à mesure que l'étalement de la paroi est limité;

— que le développement du polypide n'est possible que si la différenciation et l'étalement de la paroi sont normaux.

CHAPITRE IV

IV. — ABLATION ET REGENERATION DE LA POINTE DU BOURGEON.

La régénération de bourgeons sur les bords coupés ou lacérés du zoarium, ou à l'intérieur des déchirures, est un phénomène très général. Dans certaines conditions, et en particulier à la suite d'une blessure, la paroi déjà complètement différenciée et organisée a la faculté de reformer un foyer embryonnaire capable de proliférer. La régénération est d'autant plus rapide que les tissus sont plus jeunes et intervient préférentiellement dans l'axe de la croissance normale des lignées qui y participent. Si l'on découpe une grande colonie en morceaux égaux de quelques centimètres carrés, l'on obtient presque toujours la régénération de bourgeons le long de la section distale; rapide lorsque la section passe au niveau des jeunes loges inachevées (24 à 48 heures), la reconstitution de nouveaux bourgeons devient d'autant plus lente et plus difficile que la section traverse des régions plus âgées de la colonie. Sur les sections latérales, dans les régions jeunes, la régénération est possible, mais toujours plus lente à niveau égal que la régénération distale, sauf à proximité de la frange laiteuse où s'ajoute à la formation de nouveaux bourgeons l'expansion par bipartition des lignées marginales. Exception faite des sections passant dans des régions encore incomplètement organisées, frange laiteuse et zoécies inachevées de formation récente, l'on n'obtient jamais en aquarium la régénération de bourgeons sur la section proximale.

Sectionnés à un niveau quelconque les bourgeons de la frange laiteuse ne sont pas détruits malgré la chute de leur turgescence et la pénétration d'eau de mer dans la cavité générale. La plaie se ferme et un nouvel apex se reforme à partir de la zone de cicatrisation. L'ablation de l'apex arrête immédiatement la croissance de la lignée opérée bien que soient apparemment intactes les régions moyenne et proximale du bourgeon où les mitoses épithéliales étaient les plus abondantes. Bien qu'elle ne soit pas

négligeable, la perte de la turgescence n'est pas seule en cause : après cautérisation de l'apex, limitée au groupe des cellules palissadiques apicales et n'entraînant pas la rupture de la paroi, la croissance s'arrête net, et cette fois définitivement, car la reconstitution d'un nouvel apex n'est plus possible. La cautérisation partielle de la moitié droite ou gauche du sommet n'arrête que le côté brûlé, le côté intact continuant à pousser en un demi-bourgeon étroit. Un bourgeon opéré isolément est bientôt débordé et étouffé par les bourgeons adjacents. Il est plus commode et plus sûr de pratiquer l'intervention par groupes de bourgeons.

La régénération de la pointe, après ablation de la moitié distale du bourgeon à l'aide d'une simple lame de rasoir, a d'abord été suivie par le cinéma accéléré. Le niveau $1/2$ de la section a été choisi de façon à traverser la région la plus riche en multiplications cellulaires et des tissus encore peu différenciés mais déjà en voie d'étalement, tout en éliminant complètement les cellules palissadiques apicales.

L'opération provoque la dissociation d'une partie des cellules sphériques et l'éclatement de quelques cellules à inclusions, soit effet de choc, soit lésion par l'eau de mer qui s'infiltre dans la cavité générale. Le liquide coelomique s'écoule par la blessure, entraînant une partie des débris qui contribuent à colmater la plaie dont la lèvre frontale est légèrement rabattue vers le substrat par le passage de la lame de rasoir. Les lèvres de la plaie se rapprochent progressivement et se soudent au bout de quatre à six heures. L'obturation complète est marquée par un bouleversement du contenu de la cavité générale qui rappelle le reflux observé lors de la fermeture d'une cloison transversale. Puis les cellules épithéliales qui deviendront les nouvelles cellules apicales du sommet reconstitué s'élèvent progressivement et retournent à l'état palissadique. Le nouveau sommet se gonfle et s'arrondit. Malgré l'arrêt brutal de la croissance que la prise de vue met en évidence, le cloisonnement transversal et la différenciation des parties proximales continuent normalement et le bourgeon reconstitué, dense, turgescant, est plus court que le demi-bourgeon initial.

La croissance reprend 16 à 20 heures après l'intervention. Après quelques pulsations curieuses du nouveau sommet dont l'aspect n'est pas encore tout à fait normal, l'oscillation des cellules palissadiques apicales réapparaît. Entre la fermeture de la plaie et la reprise de la croissance, quelques heures ont été nécessaires à la réorganisation de l'apex.

Parallèlement à la prise de vue, la régénération de l'apex a été suivie par l'histologie sur pièces fixées au Bouin aqueux, au Zenker et au Champy, 4, 8, 12, 18, 24, 36 et 48 heures après excision de la moitié distale des bourgeons; les coupes ont été colorées par l'A.P.S., le Picro-Indigo-Carmin et la Fuchsine d'Altmann.

Au bout de 4 heures, la plaie encore ouverte est déjà bien réduite (fig. 23, 1). L'épithélium frontal a débordé l'ectocyste sectionné et s'est coudé vers le substrat; les quelques cellules qui ont ainsi glissé hors de la protection de l'ectocyste et participent à la fermeture de la plaie se sont élevées et étirées. Mais elles ont encore les caractères cytologiques du stade auquel elles se trouvaient au moment de l'intervention : leur cytoplasme est moins basophile que celui des cellules apicales normales et ne présente pas le plateau de sécrétion qui caractérise celles-ci; les mitochondries sont ponctiformes; les inclusions lipidiques sont volumineuses. Au bord de l'orifice, quelques cellules lésées par le contact de la lame s'agglomèrent en amas tératologiques. La lèvre basale montre une évolution semblable qui porte cependant sur un nombre plus restreint de cellules. Un bouchon anhiste, A.P.S. positif, englobant des sphérules isolées, comble l'orifice et provient de l'écoulement du liquide de la cavité générale.

Après 8 heures (fig. 23, 2), la blessure est toujours complètement fermée. La suture des lèvres de la plaie est encore indiquée par des irrégularités de l'alignement épithélial, par un paquet de cellules agglomérées, accidents de la cicatrisation, ou par des sphérules enfermées entre les cellules épithéliales.

En coupe sagittale, le double coude des lèvres de la plaie donne au nouveau sommet une section quadrangulaire. En continuité avec les couches profondes de l'ectocyste, une fine cuticule recouvre les nouvelles cellules apicales. Celles-ci, plus hautes, tendent à s'étirer en navettes renflées au centre par le noyau; elles sont toujours chargées d'inclusions lipidiques et leurs mitochondries sont toujours ponctiformes.

La continuité du péritoneum est rétablie. Mais les cellules des deux couches se sont vidées de leurs inclusions et transformées au niveau de la cicatrice en éléments arrondis groupés en un massif épais et reliés aux cellules épithéliales par de fins trabécules cytoplasmiques beaucoup plus évidents que sur le bourgeon sain.

Le bouchon A.P.S. positif a disparu ou est repoussé à l'extérieur. La cavité générale, très appauvrie, est parsemée de débris où dominent les sphérules isolées. On observe quelques cellules

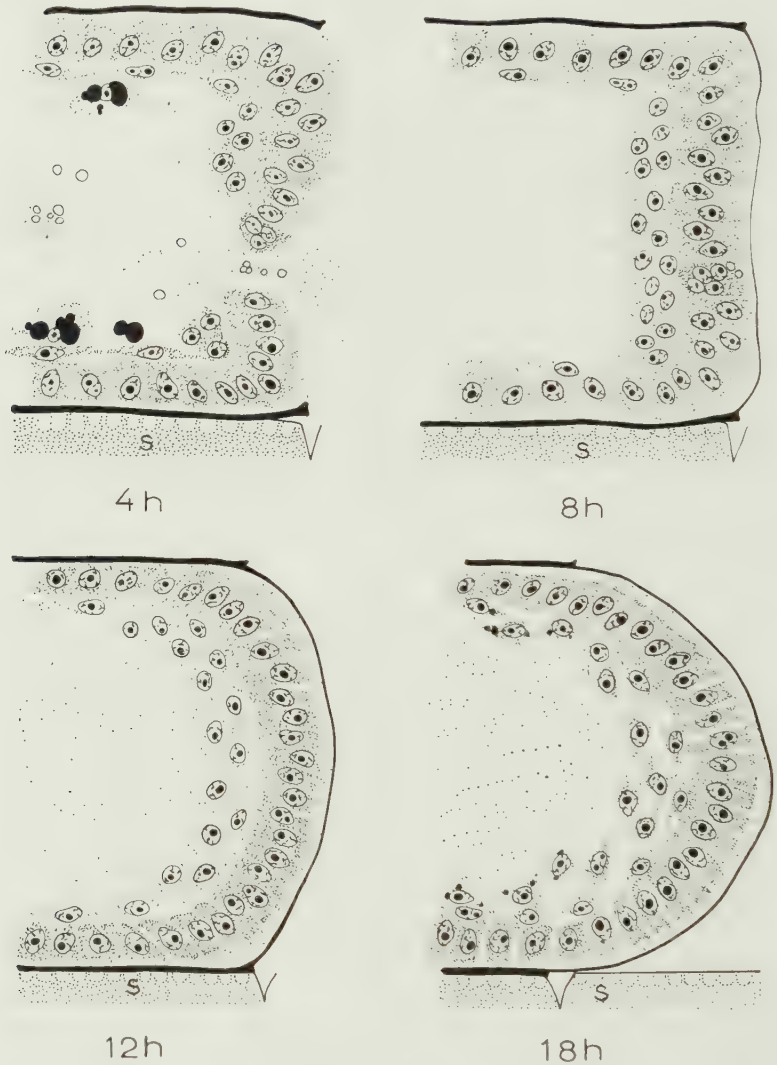


FIG. 23.

Régénération du sommet après ablation de la moitié distale du bourgeon.

Aspect de la zone de cicatrisation 4, 8, 12 et 18 heures après l'intervention. (Coupes sagittales, Trichrome de Prenant, chambre claire.)

S : substrat.

sphérulaires libres, arrondies, à sphérules peu nombreuses : il s'agit probablement de jeunes stades arrachés à la paroi, les stades plus évolués, à réseau cytoplasmique fragile, ayant été dissociés.

Douze heures après l'intervention (fig. 23, 3), le sommet régularisé, arrondi et renflé, surplombe la coupure qui marque sur le thalle l'emplacement de la section. La cavité générale s'est à nouveau remplie de liquide coelomique et enrichie de nouvelles cellules sphérulaires saines. La plupart des débris ont été éliminés. L'ectocyste néoformé s'est renforcé. Les cellules épithéliales terminales sont devenues franchement palissadiques : un plateau cytoplasmique encore flou indique une frontière entre la masse basophile de la cellule et le pôle clair situé sous l'ectocyste; les inclusions lipidiques s'estompent et se résorbent; les mitochondries sont toujours ponctiformes. Au niveau de la plaie le massif mésenchymateux est plus épais.

Après 18 heures (fig. 23, 4), le sommet reconstitué a nettement débordé l'emplacement de la coupure. La croissance a repris. Les nouvelles cellules palissadiques dont l'oscillation a repris ou est sur le point de reprendre ont un aspect presque normal : le plateau de sécrétion est net; la surcharge lipidique est presque entièrement résorbée; les premiers chondriocontes apparaissent parmi une majorité de mitochondries ponctiformes. Les accidents cicatriciels ont disparu. Les cellules du mésenchyme terminal se sont espacées, étoilées et le réseau indifférencié apical est rétabli.

Rejoint par le cloisonnement transversal pendant la période de réorganisation, le bourgeon de 18 heures est très court. Après 24 heures, il s'est allongé et a progressé de plus de 1 mm : la croissance est suffisamment active pour distancer à nouveau le cloisonnement transversal. Le bourrelet pré-terminal basal réapparaît un peu plus tard; il est net à 36 heures.

L'analyse, par numération, de la répartition des mitoses, révèle qu'aucune division n'a lieu parmi les cellules épithéliales qui participent à la reconstitution de l'apex, bien que la section ait traversé la région où la prolifération cellulaire était la plus intense (fig. 24); 4 et 8 heures après l'intervention il n'y a pas de multiplications cellulaires à proximité de la plaie. Quelques mitoses sont encore visibles dans la région tout à fait proximale des bourgeons opérés, la plus éloignée des tissus lésés et vraisemblablement moins affectée par la secousse opératoire (cellules sphérulaires intactes). Au bout de 12 heures, cette région

a été absorbée dans une nouvelle loge et les mitoses sont exceptionnelles aussi bien sur l'épithélium basal que sur l'épithélium frontal des bourgeons écourtés. A 18 heures, coïncidant avec la reprise de la croissance, les multiplications cellulaires réapparaissent, pour la plupart groupées près du nouveau sommet sur la face basale. A 24 heures, elles sont nombreuses dans tout l'épithélium basal, mais encore rares dans l'épithélium frontal

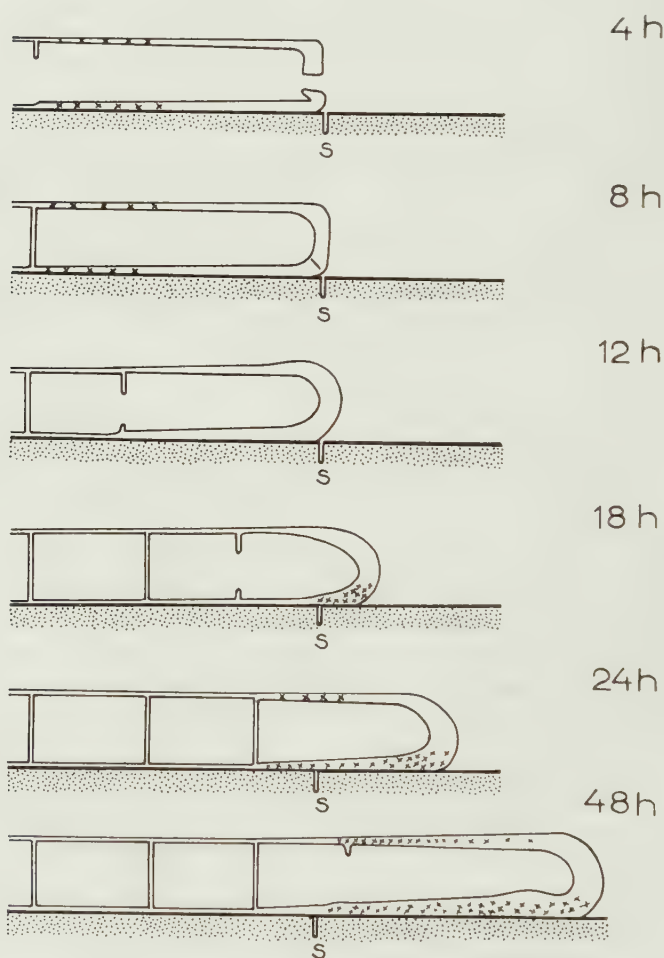


FIG. 24.

Régénération du sommet après ablation de la moitié distale du bourgeon.
Récapitulation des étapes de la reconstitution du sommet avec, pour chaque stade, l'indication de la répartition des mitoses.

où elles sont limitées à l'extrémité proximale. 36 heures après l'intervention la répartition des mitoses est normale et l'on retrouve la zone apico-frontale inactive des bourgeons normaux.

La cicatrisation et la régénération de l'apex, après ablation expérimentale, est une simple dédifférenciation *in situ* des tissus préexistants. Il n'y a ni intervention de cellules migratrices ni foyer cicatriciel de multiplications cellulaires. L'ablation ou la cautérisation de l'apex arrêtent la croissance, mais n'arrêtent pas la différenciation de la région proximale des bourgeons opérés et le cloisonnement transversal. Après la fermeture de la plaie, une période de réorganisation est nécessaire avant la reprise de la prolifération interrompue par l'intervention, période au cours de laquelle les cellules de la zone de cicatrisation se modifient et acquièrent les caractéristiques cytologiques des cellules apicales normales, hauteur cellulaire, basophilie, spécialisation du pôle externe et partage de l'activité sécrétrice, chondriocentes, inclusions lipidiques de faible volume. La reprise de la prolifération coïncide à la fois avec la reconstitution d'un apex normal et avec la reprise de l'oscillation périodique des cellules apicales.

La régénération totale de bourgeons, après une section passant au ras des premières cloisons transversales, a fait l'objet d'une étude histologique. Plus lente que la régénération partielle, elle suit un processus général semblable : dédifférenciation des cellules épithéliales et mésenchymateuses sur les bords de la plaie sans qu'interviennent des migrations ou divisions cellulaires. La transformation locale des tissus n'affecte qu'un très petit nombre de cellules et la régénération aboutit à la reconstitution d'un bourgeon très court dont les cellules palissadiques apicales, peu nombreuses, sont couchées dans le sens de l'élongation du bourgeon.

CHAPITRE V

V. — LA REGENERATION PROXIMALE.

Au lieu d'exciser la partie distale des bourgeons on peut au contraire l'isoler par une section passant à un niveau quelconque de la frange laiteuse, en dénudant le thalle de l'algue en arrière de la section. Le fragment conservé survit, cicatrise, se cloisonne et s'étend par étalement résiduel. On observe en général la régénération le long de la section de bourgeons orientés en sens inverse de la direction de croissance primitive, munis d'ébauches polypidiennes et limités par la première cloison transversale formée par étalement résiduel.

Un fragment complètement isolé s'épuise vite, avant que des polypides fonctionnels capables d'en assurer la nutrition aient pu se développer dans les quelques loges formées par croissance résiduelle; l'avortement de la régénération proximale n'est pas significatif. Les fragments attenants à la colonie d'origine, qui ne reçoivent plus rien des lignées auxquelles appartenaient les bourgeons sectionnés, sont nourris et entraînés par la colonie : leur croissance et leur régénération proximale sont toujours plus actives près de la colonie et décroissent à mesure que l'on s'en éloigne; elles dépendent dans une certaine mesure de la vitalité de la colonie d'origine et on observe une certaine concordance entre le rythme de la croissance de celle-ci et l'intensité du bourgeonnement proximal du fragment attenant. C'est pourquoi l'analyse des résultats a été établie ici par lots de 25 exemplaires ayant subi une intervention similaire, et le pouvoir régénérateur défini par le pourcentage global de lignées opérées représentant dans un délai donné, soit une semaine, des signes de régénération inversée.

L'incision ne passe pas exactement au même niveau pour tous les bourgeons sectionnés en raison de la courbure du front de prolifération et de l'alternance des premières cloisons transversales (fig. 25). Pour chaque lot, le niveau moyen des sections, choisi selon les normes des expériences précédentes, passait : au point A, entre A et $1/3$, à $1/3$, entre $1/3$ et $1/2$, à $1/2$ entre $1/2$ et $2/3$, à $2/3$, entre $2/3$ et les premières cloisons transversales

(zone d'éclaircissement qui prépare une nouvelle loge) et juste au-delà des premières cloisons, intervalles comme toujours proportionnels à la dimension des bourgeons opérés.

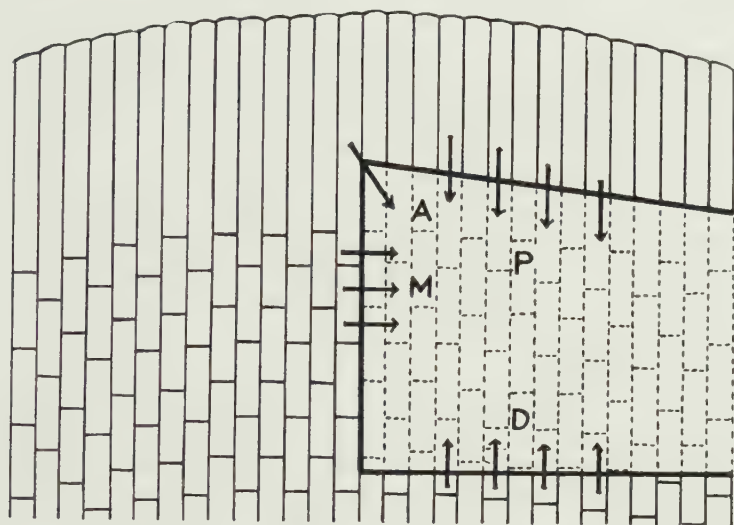


FIG. 25.

Régénération proximale. — Schéma du découpage utilisé.

En pointillé, les parties détruites.

D : régénération distale de la colonie;

M : régénération marginale de la colonie;

A : régénération angulaire de la colonie et du fragment attenant;

P : régénération proximale du fragment.

Lorsque la section passe en A, le segment conservé ne comprend que les cellules palissadiques apicales et le réseau mésenchymateux indifférencié terminal; il est dépourvu de réserves figurées importantes et de cellules sphérulaires. La pointe isolée du bourgeon ne peut s'étaler et sa paroi ne se différencie pas; elle évolue vers une forme globuleuse close, moignon dense et stagnant de hautes cellules palissadiques, plus ou moins altérées, enrobant un noyau de mésenchyme indifférencié.

Les segments un peu moins courts, isolés par une section passant entre A et $1/3$, c'est-à-dire au niveau où commence l'évolution des marques colorées, forment des loges « bipolaires » : les cellules épithéliales qui participent à la cicatrisation, déjà en voie d'étalement au niveau de la section, tendent à s'élever et à reconstituer un deuxième apex proximal. L'apex initial progresse légèrement; entre les deux la paroi s'étale et se différencie.

Ces loges, limitées par deux sommets opposés, peuvent contenir soit un glomérule central, bourgeon polypidien avorté, soit une ébauche polypidienne saine apparue indépendamment de toute cloison transversale, adossée contre l'une des parois latérales et orientée indifféremment vers l'un ou l'autre pôle de la loge, ou encore transversalement comme hésitant entre les deux directions possibles (fig. 27, 1). Une cloison transversale peut se former dans les lignées les plus évoluées, portant un bourgeon polypidien normalement orienté ou inversé selon qu'il apparaît sur la face distale ou sur la face proximale de la cloison; celle-ci peut même porter deux boutons polypidiens opposés dos à dos. Mais la différenciation de la paroi reste incomplète et la communication avec les lignées adjacentes de la colonie mère ne peut s'établir, au moins dans les délais de l'observation; le développement polypidien et la régénération avortent après épuisement du fragment.

A $1/3$, la section traverse la paroi au niveau où le déplacement des marques colorées est déjà sensible et où les mitoses épithéliales frontales deviennent plus fréquentes; le peritoneum du fragment comprend des réserves figurées plus importantes et quelques cellules sphérulaires. L'étalement résiduel est suffisant pour que chaque bourgeon sectionné puisse développer au moins une loge avec polypide et rosettes latérales assurant la transmission de proche en proche des réserves à partir de la colonie nourricière et le renouvellement des ressources énergétiques consommées. Un véritable bourgeonnement proximal déborde la ligne qui marque sur l'algue l'emplacement de la section. Dans les loges cicatricielles, plusieurs bourgeons polypidiens sont inversés.

Le terme de loges cicatricielles désigne ici celles de la première rangée formée en avant et au niveau de la section, à partir de tissus préexistants, par l'étalement résiduel normalement orienté du fragment opéré : loges dont plus de la moitié est située en avant de la section, limitées proximale-ment par une cloison transversale, par la cicatrice ou par un blastème de régénération (fig. 26, II).

Lorsque la section s'éloigne du sommet et traverse une région où la paroi plus étalée et plus surchargée d'inclusions massives est plus fragile, il devient difficile d'éviter une certaine perte de matériaux (éclatement de cellules sphérulaires et de cellules à inclusions provoqué par la secousse opératoire et la pression de la lame de rasoir). Corrélativement apparaissent des loges cica-

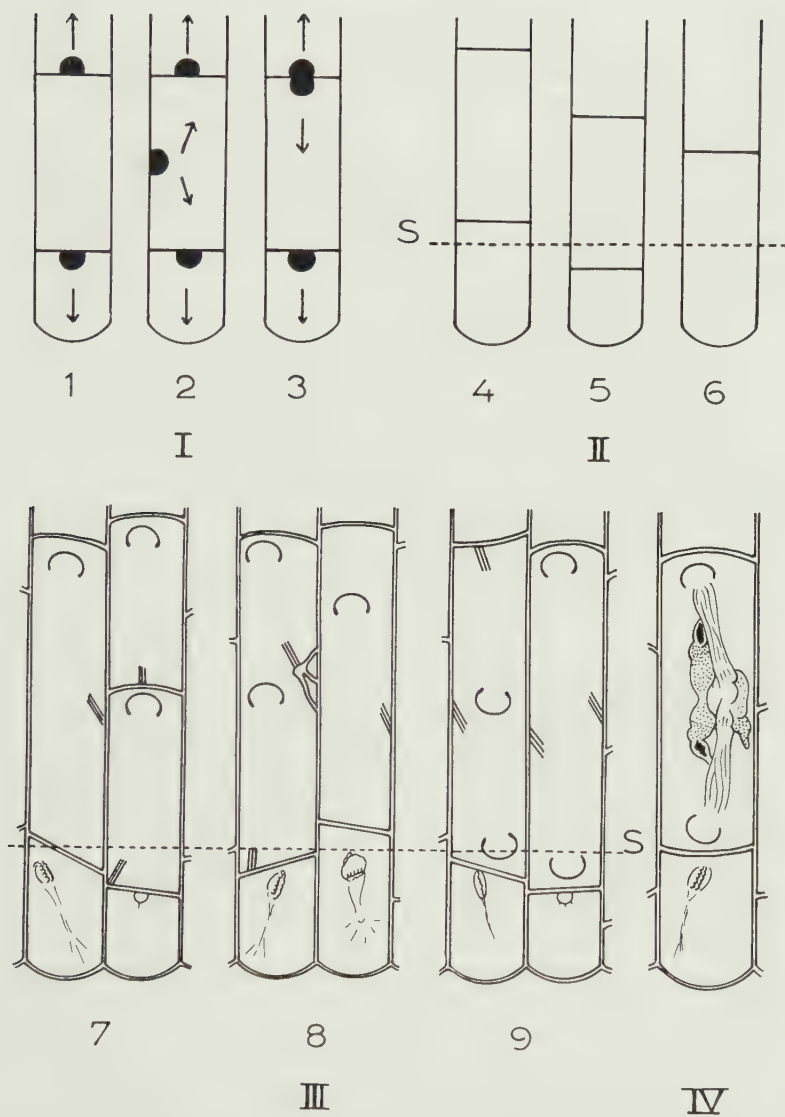


FIG. 26.

Régénération proximale. — Les différentes catégories de loges cicatricielles.

I : emplacements possibles de l'ébauche polypidienne par rapport aux cloisons transversales de la loge cicatricielle.

II : définition de la loge cicatricielle :

4 : loge entièrement formée en avant de la section S;

5 : loge dont la cloison proximale a été formée à partir de la prolifération du bourgeon de régénération;

6 : loge en partie formée à partir des tissus préexistants et en partie formée par la prolifération du bourgeon de régénération.

III : loges cicatricielles géantes. L'emplacement et l'orientation des polypides sont indiqués par l'opercule et par le point d'insertion du muscle grand-rétracteur.

IV : monstre bi-orienté (d'après nature).

tricielles géantes qui proviennent de l'avortement des premières cloisons transversales comme en témoigne la présence courante d'apophyses internes calcifiées ou de demi-cloisons.

Lorsque la lésion est grave, les loges géantes sont très étirées (3 à 4 loges normales); elles sont vides ou renferment 1, 2 ou même 3 glomérules polypidiens avortés. Lorsque la lésion est légère, elles sont moins allongées ($1\frac{1}{2}$ à 2 loges normales) et sont habitées (fig. 26, III) : soit par un polypide repoussé à l'extrémité distale et normalement orienté (fig. 26, 7), soit par un polypide proximal fréquemment inversé, soit par un polypide médian indifféremment orienté (fig. 26, 8), soit par deux polypides : ceux-ci peuvent être tous deux normalement orientés (fig. 26, 8), tous deux inversés (fig. 26, 9) ou encore en opposition. Dans ce dernier cas, le polypide distal est normalement orienté et le polypide proximal inversé (fig. 26, 9); le contraire est exceptionnel. Seuls les polypides proximaux normalement orientés et distaux inversés se forment contre une cloison transversale. Les autres se forment à l'angle de la face frontale et de l'une des cloisons latérales à laquelle restera fixé le muscle grand-rétracteur. Les loges vides, géantes ou de dimension normale, lorsqu'elles sont groupées, gênent la régénération en établissant le long de la section un glacis de tissus appauvris.

De $1/3$ à $2/3$, le pouvoir régénératoire et le pourcentage de polypides inversés dans les loges cicatricielles augmentent à mesure que le fragment conservé est plus riche et que, sa croissance résiduelle étant plus rapide, la communication avec la colonie nourricière est plus rapidement et plus largement établie. Le pourcentage de lignées régénérées et l'intensité du bourgeonnement proximal sont maxima à $2/3$ malgré un pourcentage élevé de loges cicatricielles géantes vides ou partiellement vides. Les bourgeons de régénération les plus proches de la colonie peuvent former jusqu'à 3 nouvelles loges inversées en une semaine. Lorsque la section se rapproche des premières cloisons transversales et, pour un certain nombre de bourgeons, traverse la région éclaircie qui annonce la prochaine loge, le pouvoir régénératoire et l'inversion des polypides cicatriciels diminuent, bien que la lésion opératoire soit moins grave et que le pourcentage de loges géantes vides soit plus faible.

Lorsque la section passe au niveau des premières cloisons en formation, la plupart des ébauches polypidiennes des loges cicatricielles existent avant l'opération et leur orientation est déter-

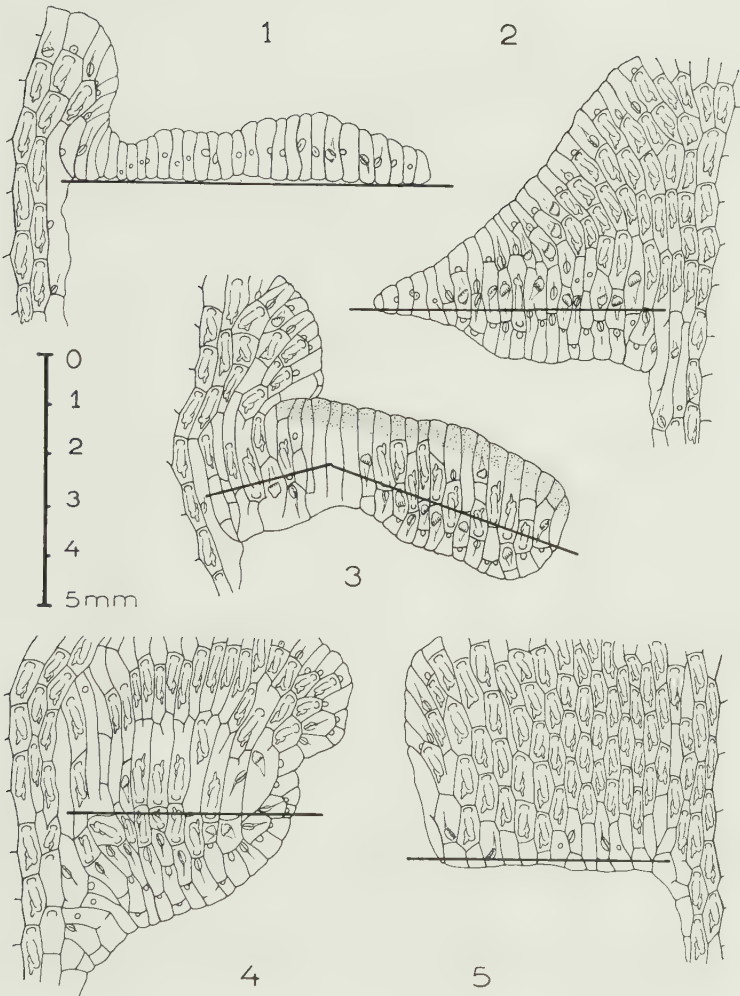


FIG. 27.

Régénération proximale de fragments de franges lacteuses. - Intensité du bourgeonnement proximal en fonction du niveau de la section. (Chambre claire.)

- 1 : section simple entre A et 1/3;
- 2 : section simple entre 1/3 et 1/2;
- 3 : section à 1/2 + cautérisation de la pointe des bourgeons (en pointillé : les parties brûlées);
- 4 : section simple à 2/3;
- 5 : section simple en arrière des premières cloisons transversales en formation.

TABLEAU II. — *Régénération proximale*
Etat des sujets 8 jours

1. — SECTION SIMPLE.

Niveau de la section (25 sujets)	1 Sujets présentant signes de régénération	2 Nombre de lignées sectionnées	3 Nombre de lignées régénérées	4 Lignées régénérées dont la loge cicat. est habitée
A — 1/3	14	416	138 31,45 %	78
1/3	15	455	257 56,26 %	127
1/3 — 1/2	16	474	257 54,22 %	175
1/2	13	504	216 42,85 %	153
1/2 — 2/3	15	508	267 52,56 %	201
2/3	17	506	290 57,31 %	192
2/3 — C1	16	432	242 56,02 %	162
C1	6	457	131 28,66 %	88

2. — SECTION + CAUTERISATION.

	1	2	3	4
1/2	24	506	423 83,59 %	339
2/3	23	485	414 85,36 %	330
C1	10	462	168 36,36 %	138

minée. Les polypides cicatriciels inversés deviennent exceptionnels. Le pouvoir régénérateur tombe brusquement. La plupart des bourgeons de régénération qui ont pu se former avortent après quelques jours de stagnation.

- Analyse des résultats expérimentaux.
après l'intervention.

5 <i>Loges bipolaires</i>	6 <i>Ebauches polyp. saines dans loges cicat.</i>	7 <i>Polyp. cicat. inversés</i>	8 <i>Polyp. cicat. inversés appartenant lignée régénérée</i>	9 <i>Loges cicat. géantes</i>
147 35,33 %	133 31,97 %	31 23,31 %	25	41 9,85 %
38 8,35 %	199 43,74 %	60 30,15 %	44	133 29,23 %
19 4,01 %	234 49,37 %	98 41,88 %	85	169 35,65 %
6 1,19 %	232 46,03 %	50 21,55 %	43	207 41,07 %
4 0,79 %	254 50 %	80 31,49 %	71	276 54,33 %
0	237 46,84 %	78 32,65 %	74	300 59,28 %
0	251 58,10 %	54 21,51 %	54	106 24,54 %
0	309 67,61 %	12 3,88 %	10	26 5,69 %

<i>Monstres</i>	6	7	8	9
2	332 65,61 %	163 49,09 %	152	110 21,94 %
6	353 72,99 %	158 44,75 %	151	128 26,39 %
1	291 62,99 %	35 12,02 %	33	31 6,80 %

Le tableau II, 1, expose les résultats obtenus pour chaque niveau opératoire. Ont été considérées comme participant au bourgeonnement proximal les lignées dont le blastème de régénération est suffisamment actif pour déborder la ligne qui mar-

que sur l'algue l'emplacement de la section. Les principales données, exprimées en pourcentages, ont été traduites en courbes simples ayant pour abscisse le niveau moyen de la section et pour ordonnée :

- I. — Le pourcentage de lignées opérées participant au bourgeonnement proximal (Col. 3).
- II. — Le pourcentage de polypides inversés parmi les loges cicatricielles, calculé non sur l'ensemble des lignées opérées mais d'après le nombre de polypides ou d'ébauches polypidiennes saines (Col. 7/Col. 6).
- III. — Le pourcentage de polypides inversés parmi les loges cicatricielles habitées des lignées régénérées (Col. 8/Col. 4).

Les courbes I et II ont un profil analogue, avec une dépression à $1/2$, accident qui coïncide avec le nombre le plus faible de sujets montrant des signes de régénération, et avec une forte élévation du pourcentage de loges cicatricielles géantes vides et parmi elles, les plus allongées et les plus tératologiques.

La courbe I exprime le pouvoir régénérateur en fonction du niveau de la section: faible lorsque le segment conservé est très court, le pouvoir régénérateur augmente à mesure que la section s'éloigne du sommet, exception faite de la dépression en $1/2$ qui correspond à la lésion opératoire la plus grave, et atteint son maximum à $2/3$. Il tombe brusquement lorsqu'une cloison préalable sépare la zone de cicatrisation et le blastème de régénération des réserves incluses dans le bourgeon et détermine irrévérablement l'orientation des polypides de la loge cicatricielle.

L'examen lignée par lignée confirme et précise la relation qui apparaît sur les courbes entre le pouvoir régénérateur et l'inversion des polypides cicatriciels (Tableau III). Tant que la section passe en avant des premières cloisons transversales :

— La majorité des lignées dont la loge cicatricielle est habitée régénèrent quelle que soit l'orientation du polypide qui l'occupe.

— Plus de la moitié des polypides cicatriciels appartenant aux lignées régénérées conservent une orientation normale; mais la plupart des polypides inversés appartiennent aux lignées régénérées.

— Enfin, les polypides des loges régénérées à l'angle de la colonie nourricière ou sur le bord libre du fragment opéré, perpendiculaires ou obliques par rapport aux lignées qui leur ont donné naissance, sont toujours orientés vers le bourgeon de régénération qui leur fait suite.

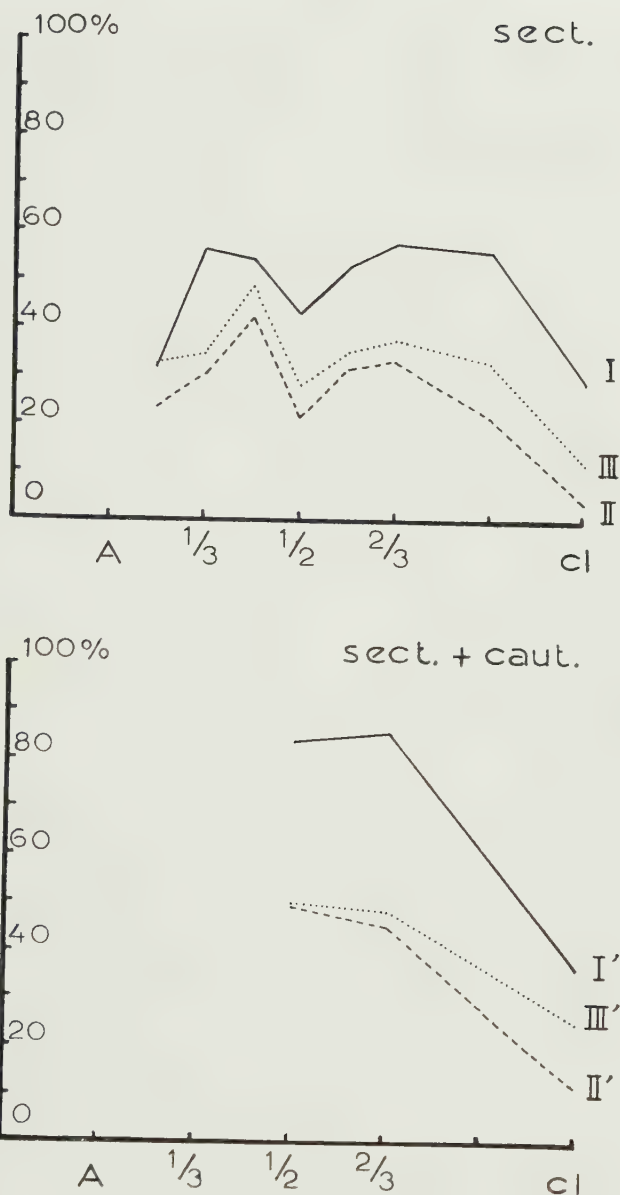


FIG. 28.

Régénération proximale. Intensité de la régénération et de l'inversion des polypides dans les loges cicatricielles en fonction du niveau de la section. En abscisse, le niveau de la section; en ordonnées :
 courbes I et I' : le % de lignées régénérées, Tableau II, col. 3;
 courbes II et II' : % de polypides inversés dans les loges cicatricielles habitées, Tableau II, col. 7/col. 6;
 courbes III et III' : % de polypides inversés dans les loges cicatricielles habitées des lignées régénérées, Tableau II, col. 8/col. 4.

TABLEAU III. — Régénération proximale selon la présence et l'orientation des ébauches polyptidiennes dans les loges cicatricielles.

(R : nombre de lignées régénérées).

(NR : nombre de lignées non régénérées).

Niveau de la section	Loges cicat. vides		Loges cicat. habitées		Polyptide cicat. normalement orienté		Polyptide cicat. inversé	
	R.	N.R.	R.	N.R.	R.	N.R.	R.	N.R.
A — 1/3	60 21,20 %	223	78 58,64 %	55	53 51,96 %	49	25 80,64 %	6
1/3	129 50,39 %	127	127 63,82 %	72	83 59,71 %	56	44 73,33 %	16
1/3 — 1/2	82 34,16 %	158	175 74,78 %	59	90 66,17 %	46	85 86,73 %	13
1/2	63 23,16 %	219	153 65,95 %	78	110 60,40 %	72	43 86 %	7
1/2 — 2/3	66 25,98 %	188	201 79,13 %	53	130 74,71 %	44	71 88,75 %	9
2/3	98 36,43 %	171	192 81,01 %	45	118 74,60 %	40	74 94,87 %	4
2/3 — C1	79 43,64 %	102	162 64,94 %	88	109 55,33 %	88	54 100 %	0
C1	43 29,05 %	105	88 28,48 %	221	78 26,26 %	219	10 90 %	2

Si l'inversion des polypides cicatriciels n'est pas obligatoire, il semble malgré tout qu'elle soit une conséquence de la présence d'un blastème de régénération. Celui-ci, inversant localement le sens de la prolifération, donc de la différenciation de la paroi, peut influencer les tissus limitrophes préexistants, contrecarrer leur polarité initiale, et agir sur le point d'apparition de la vésicule polypidienne la plus proche.

Les maxima des courbes I et II ne coïncident pas. Malgré un pourcentage équivalent de lignées régénérées et un bourgeonnement proximal plus intense, l'inversion polypidienne est proportionnellement plus faible à $2/3$ qu'à $1/3$. Cete différence persiste si, admettant qu'il existe une relation entre l'orientation du polypide et la présence d'un blastème de régénération, l'on établit le taux d'inversion non plus d'après le nombre total d'ébauches polypidiennes dans les loges cicatricielles, mais d'après le nombre de lignées régénérées dont la loge cicatricielle est habitée (Courbe III). On peut en déduire que, dans les conditions expérimentales données, l'influence du blastème de régénération sur les tissus limitrophes est d'autant plus puissante que ce blastème se forme dans une région moins différenciée de la paroi.

On peut arrêter l'étalement résiduel du sujet en cautérisant la pointe des bourgeons après les avoir sectionnés selon la méthode précédente.

La lésion déborde un peu la brûlure proprement dite et peut troubler la cicatrisation si l'incision a été pratiquée trop près de la partie cautérisée. C'est à partir des sections à $1/2$ qu'il reste entre les deux lésions une région saine suffisante pour que l'on puisse tenir compte des résultats. D'un autre côté, si la brûlure est trop légère, la prolifération distale du sujet peut reprendre et déborder le bouchon de tissus coagulés.

Les témoins cautérisés ont été coupés à $1/2$, $2/3$ et au niveau des premières cloisons transversales.

Bien que la cautérisation bloque l'étalement résiduel, la différenciation de la paroi et le cloisonnement se poursuivent jusqu'à la limite des tissus brûlés; selon la dimension de la région saine, qui dépend à la fois du niveau de la section et de la dimension du bourgeon opéré, 1 à 4 zoécies courtes peuvent se développer entre les deux lésions, occupées par des polypides sains.

La cautérisation intensifie considérablement la régénération des témoins $1/2$ et $2/3$ (Tableau II, 2). Le pourcentage de lignées régénérées est beaucoup plus élevé que dans le cas d'une incision simple (77 % contre 42 % à $1/2$, 78 % contre 57 % à $2/3$), élévation qui correspond au fait que presque tous les sujets régénèrent, présentant le long de la section un front serré de bourgeons vigoureux chargés de cellules sphérulaires. Dans les loges cicatricielles, les polypides sont plus nombreux et se développent plus vite. Les loges géantes, et surtout les loges géantes vides, sont moins fréquentes et moins étirées : sur les courbes I' et II' l'accident tératologique en $1/2$ des courbes I et II a disparu. Le pourcentage de polypides inversés est plus fort que lors d'une incision simple mais n'augmente pas dans les mêmes proportions que le pouvoir régénérateur.

Il faut signaler enfin la formation de monstres, rares mais frappants, qui donnent une image des forces contradictoires qui s'exercent sur les tissus de la loge cicatricielle : tulipes polypidiennes orientées perpendiculairement à l'axe longitudinal de la loge, étirées entre deux gaines tentaculaires embryonnaires dirigées vers les deux pôles opposés de la loge. Certaines avortent très tôt. Quatre d'entre elles se sont développées jusqu'à former deux opercules aux deux extrémités de la loge et montraient une anse digestive déformée. Deux d'entre elles étaient particulièrement caractéristiques : leurs tentacules bien formés et de longueur normale se partageaient entre deux gaines tentaculaires complètes à partir d'un œsophage bifide; le cardia était transformé en une poche difforme débouchant dans un estomac unique, élargi en besace, avec un caecum chez l'une, deux caecums chez l'autre, suivi de deux pylores distincts, puis de deux ampoules rectales débouchant chacune dans l'une des deux demi-couronnes tentaculaires (fig. 26. IV). Ces monstres, partagés entre deux areas operculaires opposées, étaient contractiles mais non fonctionnels.

Chez les témoins sectionnés au niveau des premières cloisons transversales, bien que la cautérisation n'autorise que le seul bourgeonnement proximal, on observe, comme chez les sujets dont la croissance distale est restée libre, une brusque chute du pouvoir régénérateur. Le pourcentage de lignées régénérées est un peu plus fort (36 % contre 28 %) mais la chute de la courbe est plus rapide. Comme dans le cas de l'incision simple la prolifération des bourgeons de régénération est lente et difficile et une partie d'entre eux avortent au bout de quelques jours.

A partir du moment où une cloison préalable sépare la zone de cicatrisation du fragment où sont accumulées les réserves et qui communique avec la colonie nourricière, le développement des bourgeons de régénération poussant en sens inverse de la direction de croissance initiale devient soudain beaucoup plus difficile, même s'il n'existe pas d'autre possibilité d'expansion. La présence d'une cloison introduit soit une polarité de la prolifération, soit une polarité des échanges interzoéciaux qui fait obstacle à la nutrition des régénérats. Or, la fermeture de la cloison correspond à l'organisation des rosettes dont nous avons vu que les cellules spéciales ont une orientation déterminée. Les variations du pouvoir de régénération inversée montrent qu'à la polarité anatomique de la cloison correspond l'apparition d'une polarité, sinon obligatoire, au moins dominante de la prolifération de la paroi. Mis à part les effets de la lésion opératoire, la régénération est non seulement possible mais générale lorsque le blastème existe au moment où se forme la cloison qui le séparera du fragment opéré. La présence d'un blastème de régénération pourrait donc intervenir sur l'organisation de la cloison en influencer l'orientation.

La concordance des courbes de régénération et d'inversion des polypides cicatriciels, dans le cas de l'incision simple comme chez les témoins cautérisés, établit une relation entre l'orientation de l'ébauche polypidienne et le sens de la prolifération et de la différenciation de la paroi. La cloison transversale n'est pas indispensable à la formation d'une ébauche polypidienne comme le montrent les loges bipolaires et les loges géantes habitées par plusieurs polypides. Nous avons vu que, dans les conditions normales de l'organogénèse, l'ébauche polypidienne et la cloison connexe apparaissent simultanément à un stade critique de la différenciation pariétale, mais sous forme de deux ébauches indépendantes. Il y aurait deux processus distincts de l'organogénèse, concentrés secondairement par la relation qui unit l'apparition des ébauches au stade de la différenciation pariétale. Il est évident que la présence d'une cloison contre le glomérule polypidien primaire oriente obligatoirement le développement du tractus de la gaine. Dans les loges cicatricielles, l'existence de monstres biorientés met en évidence la concurrence de deux forces contradictoires, l'étalement résiduel et la croissance inversée du blastème de régénération. Lorsqu'elle n'est pas déterminée par ses rapports morphogénétiques avec une cloison transversale, l'orientation de l'ébauche polypidienne, dans les loges cica-

tricielles, dépendra de la puissance relative à son niveau des deux forces en présence, elle-même fonction :

— du point d'apparition du glomérule polypidien primaire dans la loge;

— de l'intensité relative de la croissance résiduelle et du bourgeonnement proximal;

— de la distance qui sépare la première cloison issue de la croissance résiduelle du blastème de régénération;

— du niveau de la section qui détermine les rapports de temps entre la formation de la cloison et la formation du blastème de régénération, la formation de la cloison étant d'autant plus rapide, et celle du blastème d'autant plus lente que la paroi est plus différenciée.

Regroupement des résultats et conclusions générales

Le rythme de la croissance rapide des grandes colonies de *M. membranacea*, dans l'axe d'une direction dominante qui donne au zoarium son aspect linguiforme, est corrélatif de la dimension des bourgeons particulièrement allongés qui composent le front de progression. La dimension des bourgeons varie en fonction de l'état physiologique de la colonie que traduit l'abondance des réserves figurées, lipidiques, protéiques ou glucidiques, transmises de proche en proche par les zoécies d'une même suite linéaire, ou lignée, au bourgeon terminal et accumulées dans le péritoneum de la paroi embryonnaire. L'accroissement de la lignée zoéciale est entièrement le fait de la prolifération de la paroi du bourgeon dont la fraction proximale se détache périodiquement par cloisonnement transversal. Le déplacement relatif de marques colorées appliquées sur la face frontale du bourgeon et la répartition des mitoses épithéliales montrent que les différentes parties de la paroi embryonnaire ne participent pas également à l'élongation de la lignée et que la croissance est subterminale. Du sommet du bourgeon à sa limite proximale, elles révèlent sur la face frontale un gradient de prolifération croissant, nul au sommet, maximum à la frontière de la zone proximale claire où commence l'organogénèse d'une nouvelle loge. La répartition des mitoses indique que le gradient mis en évidence par les marques colorées sur la face frontale, libre, du bourgeon n'est pas perceptible sur la face basale, adhérente au substrat, où la participation des différentes fractions à l'allongement total est plus uniforme.

L'ensemble des résultats expérimentaux et l'analyse histologique de la structure du bourgeon mettent en évidence l'importance et le rôle de la pointe de celui-ci dans la progression de la lignée zoéciale.

Il existe, au sommet du bourgeon, une zone limitée, pauvre en réserves figurées et en cellules sphérulaires, dont les cellules épithéliales terminales, particulièrement hautes et animées d'un mouvement perpétuel d'oscillation, ne participent pas, ou presque pas, à la prolifération des tissus. Cette zone terminale, ou apex, poussée en avant par l'expansion des régions moyenne et proximale du bourgeon géant, représente, comme le démontre

la stagnation des marques colorées terminales et pré-terminales, une partie pérennante du bourgeon et par conséquent de la lignée zoéciale. La répartition des mitoses épithéliales montre que la zone stable est décalée vers la face frontale libre et couvre à partir du substrat une étendue qui, sans être exactement proportionnelle à la longueur du bourgeon, est néanmoins d'autant plus vaste que celui-ci est plus long et pousse plus rapidement. Cette zone fronto-apicale apparaît comme une conséquence des pressions réciproques et inégales de la prolifération des parois qui s'exercent au sommet. Elle recouvre approximativement le groupe des cellules palissadiques apicales dont les structures cytoplasmiques propres et la spécialisation de leurs pôles internes dénotent une phase particulière de la sécrétion des premières couches de l'ectocyste par l'épithélium.

Par l'activité sécrétrice et l'oscillation périodique des cellules palissadiques apicales, la pointe du bourgeon semble avoir acquis, au cours de l'allongement progressif de celui-ci, les caractères d'un véritable organe indispensable à la progression du bourgeon le long du substrat. Une lésion quelconque de l'apex entraîne l'arrêt immédiat de la croissance bien qu'elle n'affecte pas les régions où la prolifération cellulaire est la plus intense. L'apex, isolé expérimentalement, est inactif, stagnant indéfiniment jusqu'à destruction par l'invasion bactérienne: les cellules palissadiques apicales se montrent alors incapables de proliférer et de se différencier. Après ablation expérimentale, la croissance, brutalement interrompue par l'intervention, et la prolifération des cellules épithéliales ne reprendront, en même temps que l'oscillation périodique, qu'après une période de latence au cours de laquelle les cellules de la cicatrice se différencient et acquièrent les caractères cytologiques des cellules apicales originelles.

L'une des conditions nécessaires à la croissance est le glissement aisé et régulier de la pointe le long d'un substrat lisse et fixe, et l'adhérence à celui-ci des premières cellules de la paroi basale contre lesquelles butent les phases alternées de l'oscillation périodique.

L'apex est déformable et épouse les contours de l'espace disponible; normalement maintenu dans sa forme par la pression réciproque des bourgeons adjacents, il s'amenuise lorsque l'espace libre rétrécit et s'évase dès qu'il n'est plus contenu par les bourgeons voisins. Ces déformations entraînent vraisemblablement des perturbations de la régularité de l'oscillation périodique. L'élargissement de la pointe entraîne la bipartition du bourgeon

qui est en relation avec l'apparition d'un hiatus local dans l'inclinaison des cellules palissadiques apicales.

Les expériences destinées à provoquer la régénération de bourgeons poussant en sens inverse de la direction dominante montrent que le foyer de prolifération, bourgeon initial ou blastème de régénération, influence les tissus indifférenciés limitrophes et introduit une polarité de la différenciation de la paroi, polarité qui se manifeste par l'orientation du développement de l'ébauche polypidienne la plus proche.

L'invagination circulaire qui est à l'origine du septum transversal et la formation du glomérule polypidien primaire coïncident dans les conditions normales de la croissance, mais peuvent être dissociées dans certaines conditions expérimentales. Les deux processus sont concomitants, correspondant à une même étape déterminée de la différenciation pariétale : point critique au niveau duquel la régularité évolutive de la paroi embryonnaire est soudain rompue et à partir duquel commence l'organogénèse coordonnée d'une nouvelle loge.

La présence d'un septum transversal n'est pas nécessaire au développement de la première ébauche polypidienne bien que les relations morphogénétiques de celle-ci avec une cloison connexe déterminent obligatoirement l'orientation du tractus de la gaine vers la partie libre de la paroi frontale. La condition indispensable au développement du polypide est qu'il dispose d'un espace suffisant de paroi étalée et éclaircie pour permettre l'extension normale du tractus de la gaine, extension elle-même fonction de l'enfoncement de la vésicule polypidienne dans la cavité générale, c'est-à-dire en définitive du volume même de l'ébauche. Lorsqu'un obstacle, quelle que soit sa nature, inhibe la différenciation normale de la paroi, le développement du polypide est également ralenti ou inhibé dans les loges dont l'étalement a été limité par l'obstacle. Au contraire, plusieurs polypides peuvent coexister dans une même loge, indépendants par leur orientation et leur activité, dès que celle-ci est suffisamment longue (loges tératologiques géantes), ou même suffisamment larges (coalescence latérale), pour que les répercussions sur la paroi frontale du développement de la gaine du premier polypide ne contrecarre pas celle de l'ébauche jumelle. La présence d'un polypide, ou celle d'une cloison, prise isolément, n'est pas un critère suffisant pour définir l'unité zoéciale. En raison de

l'influence de l'ébauche polypidienne sur le développement de l'area frontale, et réciproquement de la différenciation de la paroi sur la formation et l'orientation du glomérule polypidien, cette unité zoécie serait mieux définie par la périodicité même de l'apparition du point critique, point qui délimite une aire à l'intérieur de laquelle existe une interdépendance et une coordination des diverses phases de l'organogénèse. Bien que l'étalement des tissus dans la région proximale du bourgeon soit un facteur important de la différenciation, l'organisation des funicules et du réseau pariétal étant amorcée par l'étirement orienté des éléments du péritoneum, la périodicité du stade critique n'est pas une simple conséquence mécanique de la traction du bourgeon. En effet, lorsque celle-ci diminue ou cesse (ralentissement de la croissance, obstacle, lésion de l'apex) la différenciation de la paroi et le cloisonnement transversal se poursuivent jusqu'à la limite du possible.

Les expériences sur les modalités de la régénération proximale montrent que la présence d'une cloison transversale entre la zone de cicatrisation et la source des réserves disponibles introduit une limitation de la régénération et une polarité dominante de la prolifération. La cloison elle-même, par la structure des rosettes et la disposition des cellules spéciales qui assurent les échanges interzoéciaux, possède une orientation déterminée qui est toujours la même dans les conditions normales d'accroissement du zoarium. Ceci confirme ce que l'étude histologique laissait déjà prévoir, soit qu'il existe une relation entre la structure anatomique des rosettes et le sens des échanges interzoéciaux.

Par contre, si la formation alternée des rosettes latérales de part et d'autre de la cloison longitudinale commune qui sépare deux lignées adjacentes, correspond à une alternance dans le sens des échanges latéraux, ces échanges devraient se compenser à chaque instant et pour chaque zoécie entre deux lignées voisines possédant une activité du même ordre et un nombre équivalent de zoécies; la transmission des réserves serait ainsi d'abord le fait des rosettes transversales et orientée vers le bourgeon; c'est le cas des lignées parallèles situées dans l'axe de la direction dominante et dont les bourgeons terminaux appartiennent à la frange laiteuse. Lorsque deux lignées, pour une raison quelconque (intervention, situation par rapport à la direction de croissance), ne sont pas équivalentes, il existerait alors une inégalité dans leurs échanges latéraux; il pourrait y avoir un équilibre de pro-

che en proche, en quelque sorte une régulation de la transmission des ressources énergétiques. C'est en fait ce que l'on constate lorsqu'un fragment opéré, attenant à la colonie d'origine, présente une expansion distale et une régénération proximale décroissantes à partir de la colonie nourricière.

L'on a longuement discuté pour établir si l'individu était, chez les Bryozoaires, la zoécie ou le zoarium. Sans aborder une discussion qui met en cause, comme le pensait BRONSTEIN, des phénomènes de physiologie générale, de régulation, et même d'induction, on peut fonder sur les modalités de l'organogénèse et sur l'étude anatomique une certaine discrimination dans la gradation des unités dont est composé le zoarium :

La zoécie, ou unité cystidienne, a été définie ici par une périodicité du cloisonnement transversal, en relation avec l'apparition à intervalles réguliers d'un moment critique dans la différenciation de la paroi.

La lignée zoéciale, dont les éléments cystidiens sont issus de la prolifération d'un même bourgeon terminal, représente en outre un axe selon lequel existe une orientation dominante de la transmission des ressources énergétiques. Dans la définition du zoarium devra intervenir l'interaction des bourgeons les uns sur les autres assurant la cohésion du front de prolifération, les modalités de la bipartition de la lignée et du bourgeon, et la possibilité d'une régulation de la circulation des réserves par l'intermédiaire des échanges latéraux.

Ces définitions ne s'appliquent qu'au cas particulier de la croissance axiale exceptionnellement rapide du *M. membranacea*. Les résultats de cette étude, exclusivement monographique, ne sauraient être étendus à d'autres Chilostomes, et à plus forte raison à d'autres Ectoproctes, sans une étude comparée, point par point, des divers aspects qui ont été abordés dans ce travail.

RESUME.

A. — *Etude anatomique du bourgeon, de la différenciation du cystide et de l'organogénèse.*

Le front de prolifération des grandes colonies linguiformes de *M. membranacea* (L.) est formé d'une frange de bourgeons géants dont la paroi est constituée : d'un ectocyste chitineux, d'un épithélium, palissadique au sommet et s'étalant progressivement jusqu'à l'extrémité proximale du bourgeon, et d'un peritoneum qui comprend deux couches cellulaires distinctes. La structure des cellules épithéliales palissadiques, la formation de cellules vésiculaires à partir de la couche la plus interne du peritoneum, la structure et le rôle des cellules à sphérules réfringentes ont été plus particulièrement étudiés par des techniques histo-chimiques.

Les nouvelles loges se forment par sécession de la fraction proximale du bourgeon qu'isole périodiquement une invagination annulaire de la paroi. Les relations morphogénétiques du septum transversal et du bourgeon polypidien, d'origine frontale, formé simultanément contre la cloison, ont été analysées par l'étude cinématographique du vivant et par l'histologie.

Le système funiculaire, issu de la première couche du peritoneum embryonnaire, est d'origine basale, d'où certaines particularités spécifiques dans l'organogénèse des rosettes ou plaques de communication interzoéciales.

Le système funiculaire de la zoécie adulte comprend un canal périphérique reliant entre elles toutes les rosettes d'une même zoécie. Ce canal contient un liquide qui présente les affinités histo-chimiques des polysaccharides.

Le réseau péritonéal pariétal du cystide adulte comprend une catégorie cellulaire sur la face basale adhérente au substrat. Il est plus complexe et organisé sur l'area frontale où l'on reconnaît quatre types cellulaires distincts, dont deux colorables par le Bleu de Méthylène post-vital. L'éventualité d'un système nerveux cystidien est envisagée.

Un organe annexe de l'anse digestive du polypide, diverticule péritonéal du caecum, est signalé et décrit.

B. — *Etude expérimentale du bourgeonnement.*

Des mesures mettent en évidence une corrélation entre la dimension des bourgeons et le rythme de leur prolifération.

Le déplacement de marques colorées posées sur le bourgeon et l'analyse de la répartition des mitoses révèlent un accroissement sub-terminal du bourgeon; toute la paroi participe à la prolifération à l'exception d'une zone apicale inactive qui recouvre approximativement les cellules palissadiques épithéliales du sommet. Celles-ci sont animées d'un mouvement régulier d'oscillation révélé par le cinéma. La bipartition du bourgeon commence au sommet, dans la zone inactive, par une perturbation de cette oscillation.

Les résultats d'une série d'essais sur la régénération de bourgeons après résection expérimentale sont discutés. Il semble qu'il existe une relation entre le sens de la prolifération de la paroi et l'orientation de l'ébauche polypidienne.

SUMMARY.

A. — *Anatomical and histological study of the bud and of the differentiation of zooids.*

The proliferating fringe of the linguiform colonies of *M. membranacea* is formed of giant buds. The wall of the buds is composed of a chitinous ectocyst, of an epithelium and of two distinct peritoneal layers : the first peritoneal layer, composed of narrow spindle-shaped cells lining the epithelium, is covered by a second layer of cells heavily laden with large drops of lipid or polysaccharide. In the course of differentiation, these cells become the vesicular cells of the young zooids.

The epithelium is columnar at the tip end, or distal end, of the bud and gradually diminishes towards its proximal end. The columnar cells of the distal end show special structures related to the hypersecretion of the acidic mucopolysaccharides of the ectocyst. During differentiation, the secretory character of the epithelial cells changes.

The cells with refringent spherules, or coelomocytes, contain inclusions of acid mucins and may be responsible for the production of the mucins of the bud cavity. It was not possible to determine the nature and physiological significance of the spherules.

New zooidal units are formed by the separation of the proximal portion of the bud as a result of periodic annular invagination. The new transverse partition and the polypidial bud it bears in the center of its frontal region are discussed with respect to the morphogenetic relation between them.

The funicular cords are formed in the proximal part of the bud where the basal spindle-shaped cells of the first peritoneal layer gather in two longitudinal strands.

The two pore plates of the transverse partition are formed when the basal part of the annular septum transects the funicular strands. The pore plates of the longitudinal walls develop from unilateral lenticular formations in the distal half of each new zoecium.

Inequalities exist between the basal wall adhering to the algal substrate and the free frontal wall of the bud. Such disparities exist also in the adult zooid where the outlines of the epithelial cells and the components of the peritoneal reticular lining differ on the opposite walls. The reticular lining of the frontal area includes four different types of cells, two of them being coloured by post-vital methylene blue. The possible existence of a cystidian nervous system is discussed.

The funicular system of the adult zoecium includes funicular cords and a peripheral canal interconnecting all the pore-plates of the individual zooid. This canal, bounded by an endothelial membrane, is filled with a fluid having the same histochemical reactions as the polysaccharide inclusions in the second peritoneal layer of the bud. The

canal forms in the giant bud as two lateral tubes whose membranes originate from the spindle-shaped cells of the first peritoneal layer.

A description is given of a peritoneal apendage of the digestive tract of the polypid which joins the caecum to the basal wall of the cystid.

B. — *Experimental study of budding processes.*

Measurements of specimens in aquaria show that bud size and growth rhythm are correlated.

The movements of coloured markers placed on the frontal wall of the bud indicate that growth does not proceed from the tip end. Enumerations of epithelial mitoses show that growth is the result of proliferation of the whole bud wall with the exception of the tip end which remains mitotically inactive.

Cinematographic observation reveals a regular oscillatory movement of the epithelial columnar cells at the tip end of the bud. The large buds split by beginning a longitudinal partition at the distal end. There is a relation between the beginning of the longitudinal invagination and a disturbance of the oscillation of the distal columnar cells.

Several observations on the interference in growth produced by mechanical obstruction indicate 1) that the adherence of the tip of the bud to the substrate is necessary for growth, and 2) that any inhibition of the differentiation of the wall of the young zooid hinders the development of the polypid.

The regeneration of the tip of the bud, after experimental resection, occurs by dedifferentiation in situ of the cells which participate in the wound healing.

Regenerating buds were experimentally induced to develop in a direction opposite to that of the zoarial initial growth. An analysis of the results of these experiments shows that the orientation of the blastema influences the differentiation of the neighbouring regions. The direction of budding and the orientation of the polypid in the zoecium are related. The establishment of a transverse partition determines a preferential polarity in proliferation.

BIBLIOGRAPHIE.

- ABELOOS, F. (1951). — Morphogénèse des colonies de Bryozoaires, *Bugula neritina* L. — *C. R. Acad. Sci.*, (Paris), **232**, 654-656.
- AGATZ, J. (1912). — Knospung und Regeneration bei der Bryozoen. *Diss. Strasburg*, Bamberg, 1-30.
- AYMES, Y. (1956). — Croissance phototropique chez les Bryozoaires du genre *Bugula*. *C. R. Acad. Sci.*, (Paris), **242**, 1237-1238.
- AYMES, Y. (1958). — Croissance et Bourgeonnement des colonies de *Bugula neritina* L. — *C. R. Acad. Sci.*, (Paris), **246**, 2528-2530.
- BOBIN, G. (1958 a). — Structure et génèse des diaphragmes autozoéciaux chez *Bowerbankia imbricata* (Adams), (Bryzoaire Cténostome, Vésicularine). *Arch. Zool. exp. et gén.*, **96**, 50-100.
- BOBIN, G. (1958 b). — Histologie des bourgeons autozoéciaux et génèse de leurs diaphragmes chez *Vesicularia spinosa* (Linné), Bryzoaire Cténostome. *Bull. Soc. Zool. France*, **83**, 132-144.

- BOBIN, G. et PRENANT, M. (1957). — Les cellules cystidiennes et les phénomènes d'histolyse et de phagocytose chez *Alcyonidium gelatinosum* (L.), Bryzoaire Cténostome. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, **91**, 203-224.
- BORG, F. (1926 a). — Studies on recent Cyclostomatous Bryozoa. *Zool. Bijdr. Uppsala*, **10**, 181-507.
- BORG, F. (1926 b). — On the body wall in Bryozoa. *Quart. J. Micr. Sci.*, **70**, 583-598.
- BORG, F. (1930). — On the Bryozoen Fauna of Skelderviken. *Ark. Zool., Stockholm*, **21** A, n° **24**, 1-13.
- BORG, F. (1931). — On some species of *Membranipora*. *Ark. Zool., Stockholm*, **22** A, n° **4**, 1-35.
- BORG, F. (1933). — Die marinen Bryozoen des Arktischen Gebietes. *Fauna Arctica, Jena*, **6**, 136-143.
- BRAEM, F. (1892). — Die Keimblätter der Bryozoen Knospe. *Zool. Anz.*, **15**, 113-115.
- BRIEN, P. (1936). — Considérations sur la reproduction asexuée chez les animaux. *Inst. Congr. Zool.*, **12**, 109-122.
- BRIEN, P. (1953). — La pérennité somatique. *Biol. Res.*, **28**, 308-349.
- BRIEN, P. (1958). — La signification du cystide des Bryozoaires et la croissance de la colonie. *Bull. Acad. Roy. Belgique*, **44**, 750-766.
- BRIEN, P. (1960). — Bryozoaires. *Traité de Zoologie (Grassé)*, Masson, Paris.
- BRIEN, P. et HUYSMANS, G. (1938). — La croissance et le bourgeonnement chez les Stolonifera (*Bowerbankia* [Farre]). *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, **68**, 13-40.
- BRONSTEIN, G. (1937). — Etude du système nerveux de quelques Bryozoaires Gymnolémides. *Trav. St. Biol. Roscoff*, **5**, 155-174.
- BRONSTEIN, G. (1938 a). — Mécanisme de la formation du polypide chez *Membranipora membranacea* (L.). *C. R. Acad. Sci.*, (Paris), **207**, 506-508.
- BRONSTEIN, G. (1938 b). — Note sur la croissance résiduelle des fragments de colonies chez *Membranipora membranacea* (L.). *C. R. Soc. Biol. (Paris)*, **128**, 65.
- BRONSTEIN, G. (1940). — Sur les gradients physiologiques dans une colonie de Bryozoaires. *C. R. Acad. Sci.*, (Paris), **209**, 602-603.
- BUCHNER, P. (1918). — Über totale Regeneration bei Chilostomen Bryozoen. *Biol. Zentralblatt*, **38**, 457-461.
- CALVET, L. (1900). — Contribution à l'histoire des Bryozoaires Etoproctes marins. *Thèse, Paris*, et *Trav. Inst. Zool. Univ. Montpellier*, n.s., **8**, 1-488.
- CLAPAREDE, E. (1871). — Beitrage sur Anatomie und Entwicklung der See Bryozoen. *Zeit. f. Wiss. Zool.*, **21**, 137-174.
- DAVENPORT, Ch. B. (1891). — Observation on budding in *Paludicella* and some other Bryozoa. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.*, **22**, 1-14.
- DAVENPORT, Ch. B. (1892). — The germ-layers in Bryozoan buds. *Zool. Anz.*, **15**, 261-263.
- EBLING, F. B., KITCHING, S. A., PURCHON, R. D. and BASSINDALE, R. (1948). — The ecology of the Lough Ine Rapids with special reference to water currents. — 2 - The fauna of the Sacchorhiza Canopy. *Journ. Anim. Ecol.*, **17**, 223-244.
- EHLERS, E. (1893). — Zur Morphologie des Bryozoen. *Nachr. Ges. Göttingen*, 483-490.
- FRIEDL, H. (1925). — Koloniebildung, Besiedelung und Wachstum bei marinen Bryozoen. *Arb. Zool. Inst. Innsbrück*, (Berlin), **11**, 137-168.
- GEWERZHAGEN, A. (1913). — Beitrage zur Kenntniss der Bryozoen. I - Das Nervensystem von *Cristatella mucedo*. *Zeit. f. Wiss. Zool.*, **107**, 309-345.
- HARMER, S. F. (1890). — On the regeneration of lost parts in Polyzoa. *Rep. Brit. Assoc. Advancem. Sc.*, 1890, 862-863.
- HARMER, S. F. (1892). — On the British species of *Crista*. *Quart. J. Micr. Sci.*, **32**, 127-181.

- HARMER, S. F. (1901). — On the structure and classification of Cheilostomatous Bryozoa. *Proc. Cambridge Phil. Soc.*, **11**, 11-17.
- HARMER, S. F. (1902). — On the morphology of the Cheilostomata. *Quar. J. Micr. Sci.*, **46**, 263-400.
- HARMER, S. F. (1923). — On Cellularine and other Polyzoa. *J. Linn. Soc. London*, **35**, 293-361.
- HARMER, S. F. (1930). — Recent work on Polyzoa — (Presidential address). *Proc. Linn. Soc. London*, **143**, 113-168.
- HILLER, S. (1939). — The so-called nervous colonial system in Bryozoa. *Nature*, **143**, 1069-1070.
- HYMAN, L. H. (1958). — The occurrence of chitin in the Lophophorate phyla. *Biol. Bull.*, **114**, 106-112.
- HYMAN, L. H. (1959). — Ectoprocta Gymnolaemata. *McGraw-Hill publ. in Zool. Sc., The Invertebrates*, **5**, 275-434.
- JOLIET, L. (1877). — Contributions à l'histoire naturelle des Bryozoaires des côtes de France. *Arch. Zool. exp. et gén.*, ser. 1, **6**, 193-304.
- JOLIET, L. (1886). — Recherches sur la blastogénèse. *Arch. Zool. exp. et gén.*, ser. 2, **4**, 37-72.
- LEVINSEN, G. M. R. (1907). — Sur la régénération totale des Bryozoaires. *D. Kgl. Danske Vid. Selsk. Overs., Kjøbenhavn*, **4**, 151-159.
- LEVINSEN, G. M. R. (1909). — Morphological and systematic studies on the Cheilostomata Bryozoa. *Kjøbenhavn « Nationales Forfatteres Forlag »*, 1909, 1-431.
- LUTAUD, G. (1957). — Le développement du bourgeon chez *Membranipora membranacea* (Linné), Bryzoaire Chilostome. *Arch. Zool. exp. et gén.*, **94**, 148-161.
- LUTAUD, G. (1959 a). — Etude cinématographique du bourgeonnement chez *Membranipora membranacea* (L.), Bryzoaire Chilostome. 1^{re} partie - Le développement du polypide. *Bull. Soc. Zool. France*, **84**, 167-173.
- LUTAUD, G. (1959 b). — Application de la microcinématographie à l'étude de la croissance et du bourgeonnement chez les Bryozoaires Chilostomes. *Sonderdruck aus « Research Film »*, **3**, 193-196.
- MARCUS, E. (1922). — Referat über die historische und modern. Auffassung und systematic Stellung des Bryozoengattung. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.*, **72**, 42-64.
- MARCUS, E. (1926 a). — Bryozoa. *Tiervelt des Nord- und Ostsee, Leipzig*, **7**, c 1, 1-100.
- MARCUS, E. (1926 b). — Beobachtungen und Versuche an lebenden Meeresbryozoen. *Zool., Jahrb. Jena, Abt. Syst. Okol. u. Georg. Tiere*, **52**, 1-102.
- MATRICON, I. (1960). — Etude histologique d'*Alcyonidium polyorum* (Hassall). Caractères structuraux spécifiques d'*Alcyonidium mytili* Dalyell, (Bryozoaires Cténostomes). *Cahiers de Biol. Mar., Roscoff*, **1**, 359-395.
- MOORE, H. B. (1937). — Marine fauna of the Isle of Man. *Proc. Liverpool Biol. Soc.*, **50**, 1-293.
- NITSCHKE, H. (1871). — Beiträge zur Kenntniss der Bryozoen. III - Über die Anatomie und Entwicklungsgeschichte von *Flustra membranacea* (L.). *Zeit. f. Wiss. Zool.*, **21**, 416-498.
- OSTROUMOFF, A. (1885). — Extraits de l'œuvre sur la morphologie des Bryozoaires marins. *Zool. Anz.*, **8**, 577-579.
- PRENANT, M. (1932). — Etude de la bionomie intercotidale. La baie et la pointe de Quiberon. *Trav. Sta. Biol. Roscoff*, **10**, 37-103.
- PRENANT, M. et TEISSIER, G. (1924). — Notes éthologiques sur la faune marine sessile des environs de Roscoff. *Trav. Sta. Biol. Roscoff*, **2**, 3-49.
- PROUHO, H. (1892). — Contribution à l'histoire des Bryozoaires. *Arch. Zool. exp. et gén.*, ser. 2, **10**, 556-656.
- RETZIUS, G. (1905). — Das sensible Nervensystem der Bryozoen. *Biol. Untersuch.*, **12**, 49-54.

- SCHNEIDER, D. (1955). — Phototropische Wachstum der Zoide und Rhizode von *Bugula avicularia*. *Naturwiss. Dtsch.*, **42**, 48-49.
- SCHNEIDER, D. (1957). — Zur Analyse des Feinbaues des Cuticula mariner Bryozoen. *Zeiss-Werkzeitschrift*, **5**, 60-63.
- SCHNEIDER, D. (1958). — Calcitwachstum und Phototropismus bei *Bugula* (Bryozoa). *Institut f. d. Wiss. Film, Göttingen*, **B 762**, 3-14.
- SCHNEIDER, D. (1959). — Der Aufbau der *Bugula*-Tierstöcke und seine Beeinflussung durch Aussenfaktoren. *Biol. Zentralblatt*, **78**, 250-282.
- SEELIGER, O. (1890). — Bemerkungen zur Knospenentwicklung der Bryozoen. *Zeit. f. Wiss. Zool.*, **50**, 561-599.
- SHULTZE, L. S. (1899). — Das Verhältniss des Regeneration und Knospung zur Keimblätterlehen. *Jena Zeitschr.*, **33**, 293.
- SILEN, L. (1944 a). — Origin and development of the Cheilo-Ctenostomatous stem of the Bryozoa. *Zool. Bijdr. Uppsala*, **22**, 1-59.
- SILEN, L. (1944 b). — On the formation of the interzoidal communications of the Bryozoa. *Zool. Bijdr. Uppsala*, **22**, 433-488.
- SILEN, L. (1944 c). — Anatomy of *Labiostomella gisleni* with special regard to the embryo chambers of the different groups of Bryozoa and the origin and development of the Bryozoan zoarium. *K. Svenska Vetensk. Acad.*, **21**, 1-111.
- SLOANE, J. F., EBLING, F. J., KITCHING, J. A. and LILLY, S. J. (1957). — The ecology of the Lough Ine Rapids with special reference to water-currents. — V - The sedentary fauna of the Laminarian algae in the Lough Ine area. *Journ. Anim. Ecol.*, **26**, 197-211.
- SOULE, J. D. (1953). — Post-larval zoarial development in Carnosa (Bryozoa Ctenostomata). *Bull. So. Calif. Acad. Sci.*, **52**, 88-92.
- SOULE, J. D. (1954). — Post-larval development in relation to the classification of the Bryozoa Ctenostomata. *Bull. So. Calif. Acad. Sci.*, **53**, 13-34.
- STACH, L. W. (1935). — Growth variation in Bryozoa Cheilostomata. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 10, **16**, 645-647.
- STACH, L. W. (1938). — Observation on *Carbasea indivisa* Busk (Bryozoa). *Proc. Zool. Soc. London*, **B**, **108**, 389-401.
- VIGELIUS, W. J. (1884). — Morphologische Untersuchungen über *Flustra membranacea-truncata*. *Biol. Zentralblatt*, **3**, 705-711.
- VIGELIUS, W. J. (1887 a). — Contribution à la morphologie des Bryozoaires Ectoproctes. *Tijdschr. Nederl. Dierk. Ver., Leyden*, ser. 2, **1**, 54-56 et 77-92.
- VIGELIUS, W. J. (1887 b). — Zur Morphologie der marinen Bryozoen. *Zool. Anz.*, **10**, 237-240.
- WATERS, A. W. (1890). — Observations on Membraniporidae. *Journ. Linn. Soc. London, Zool.*, **26**, 654-693.
- WESTER, D. (1910). — Verbreitung und Localisation des Chitin im Tierreich. *Zool. Jahrb. Jena, Abt. System.*, **28**, 531-554.
-

PLANCHE I.

LE BOURGEON.

1. — Extrémité d'une colonie linguiforme de *Membranipora membranacea* sur une lanière de *Laminaria digitata*. Frange laiteuse de bourgeons géants, front de prolifération. (Réduit approximativement de 1/3).
2. — Les bourgeons géants de la frange laiteuse. (Extrait de film. Grossi environ 20 fois.)
3. — Coupe sagittale d'un bourgeon de 2,5 mm de long. (Coloration trichromique de Prenant.)
4. — Stolon aberrant : développement anormal d'un bourgeon marginal. (Extrait de film. Grossi environ 10 fois.)
5. — Bipartition du bourgeon : extrémité apicale d'un bourgeon de 3 mm montrant le début de la formation d'une cloison longitudinale par invagination médiane des cellules palissadiques apicales. (Photographié sur le vivant. Grossi 120 fois.)

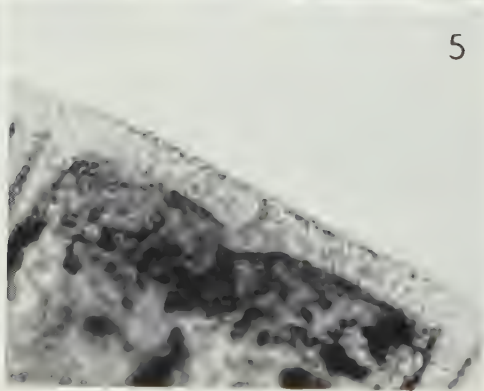
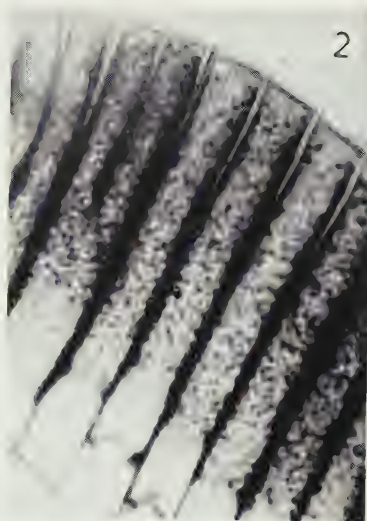


PLANCHE I.

PLANCHE II.

CELLULES SPHERULAIRES ET CELLULES VESICULAIRES.

1. — Cellules sphérulaires vues sur la paroi basale d'une jeune loge en formation. (Photographié sur le vivant, diamètre moyen : 40 μ .)
2. — Cellules sphérulaires, jeunes stades. (Photographié sur le vivant, dimensions : 25 μ .)
3. — Cellules sphérulaires : inclusions métachromatiques enfermées entre les sphérules, jeune stade. (Coloration au Bleu de toluidine selon Lison.)
4. — Répartition des cellules vésiculaires sur la paroi basale d'une jeune loge en formation; région moyenne de la loge. (Photographié sur le vivant. Grossi 150 fois.)
5. — Cellule vésiculaire sphérique de 30 μ de diamètre. (Photographié sur le vivant. Grossi environ 1000 fois.)
6. — Cellules vésiculaires de la région proximale du bourgeon, formées d'inclusions encore incomplètement fusionnées. (Photographié sur le vivant. Grossi environ 500 fois.)

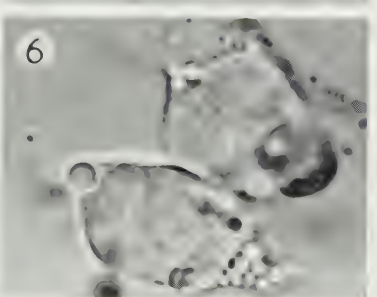
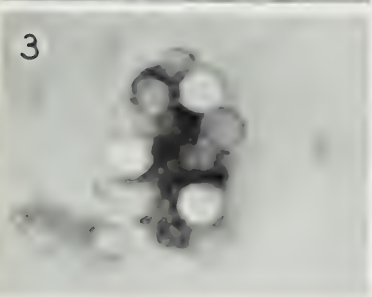
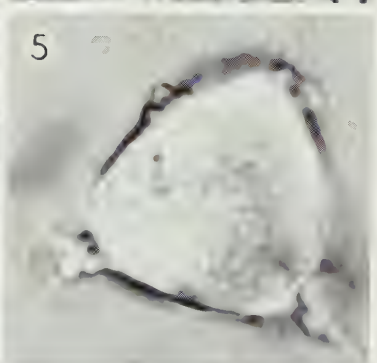
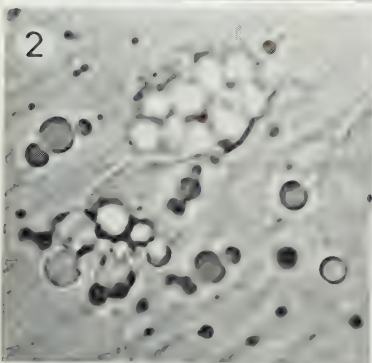
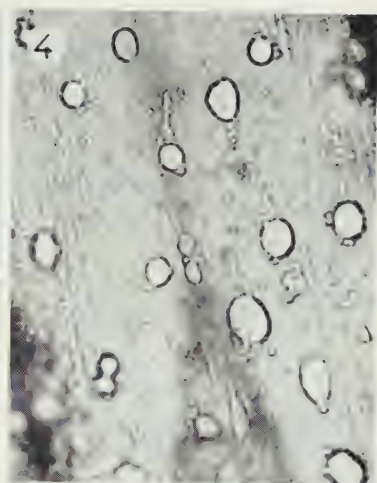
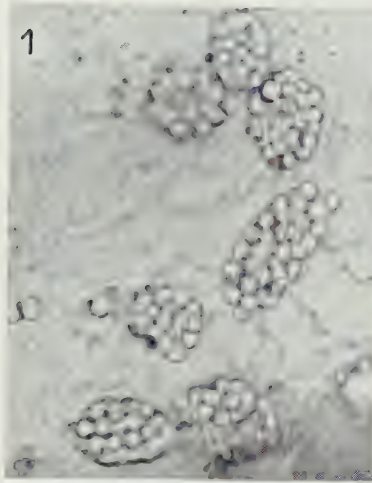


PLANCHE II.

PLANCHE III.

FORMATION D'UNE NOUVELLE LOGE A LA BASE DU BOURGEON.
Extrait de film : Une photographie pour une demi-heure de prise de vue.
(Obj. imm. eau 16 × occ. 2. Grossi environ 40 fois.)

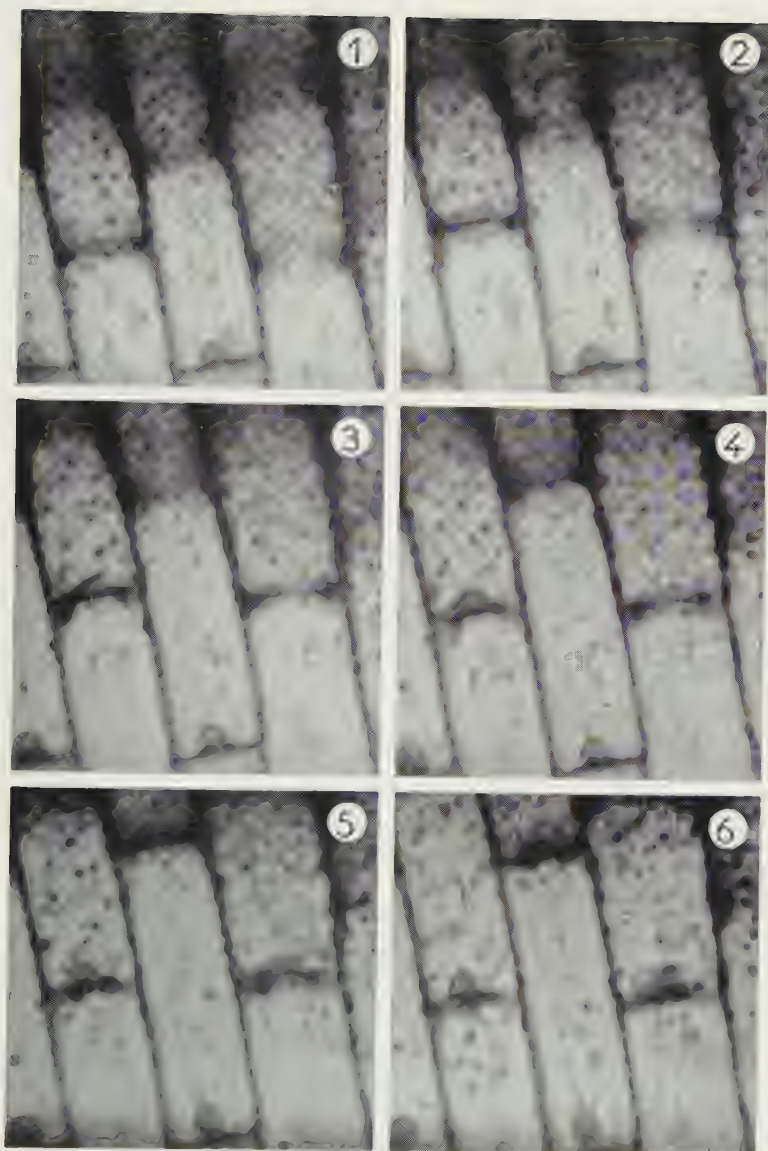


PLANCHE III.

PLANCHE IV.

*INFLUENCE DE L'EBAUCHE POLYPIDIENNE SUR L'ORGANISATION
DE L'AREA FRONTALE.*

- 1 — Bourrelet polypidien primaire.
2. — Formation de tractus péripolypidiens.
3. — Développement du tractus médian à partir duquel se formera la gaine tentaculaire.
4. — Développement de la gaine tentaculaire. Organisation du réseau pariétal frontal.

(Photographié sur le vivant, Grossi environ 100 fois.)

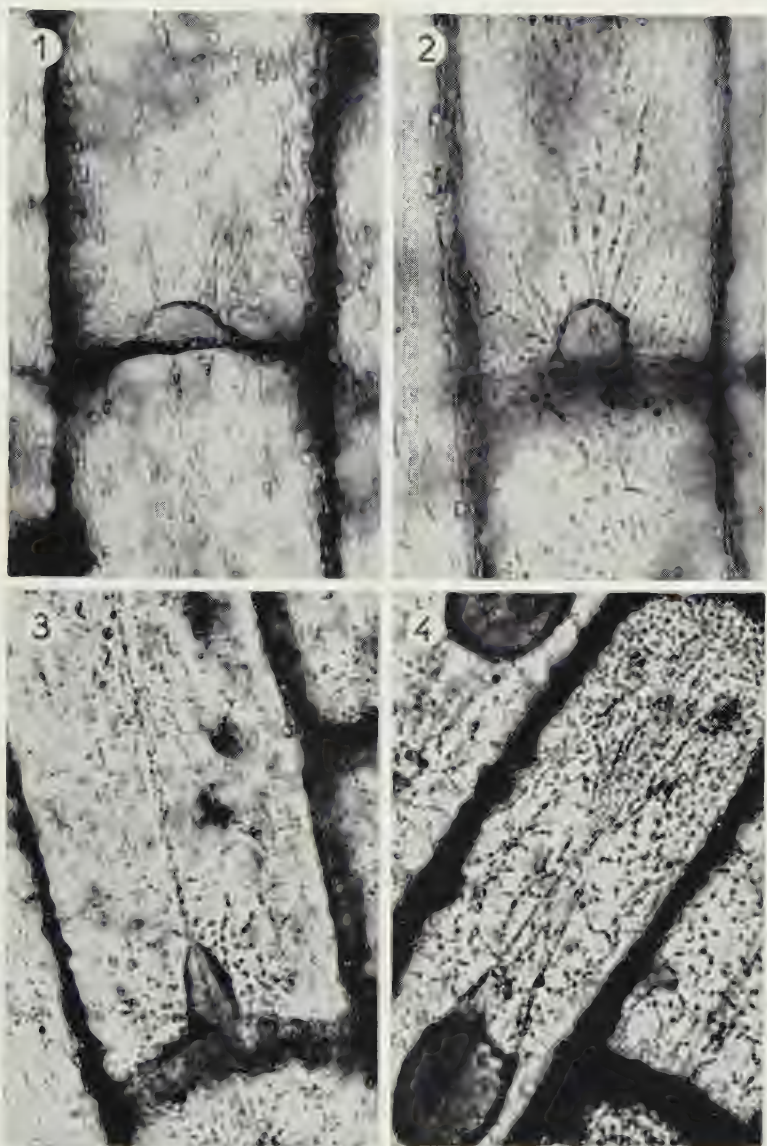


PLANCHE IV,

PLANCHE V.

ORGANOGENESE DU SYSTEME FUNICULAIRE.

1. — Ségrégation des cellules fibriformes de la première couche du peritoneum; paroi basale de la région proximale du bourgeon. (Photographié sur le vivant. Grossi environ 120 fois.)
2. — Rassemblement des fibres funiculaires basales en deux faisceaux par la fermeture de la cloison transversale proximale de la jeune loge en formation. (Photographié sur le vivant. Grossi environ 150 fois.)
3. — Nodosités cellulaires le long des cellules fibriformes de la première couche du peritoneum; paroi basale d'une loge en formation. (Hémalun-Eosine, préparation in toto.)
4. — Ebauche lenticulaire d'une rosette latérale. (Hémalun-Eosine, préparation in toto.)
5. — Emplacement des ébauches lenticulaires des rosettes latérales dans une jeune loge en formation. (Hémalun-Eosine, préparation in toto.)

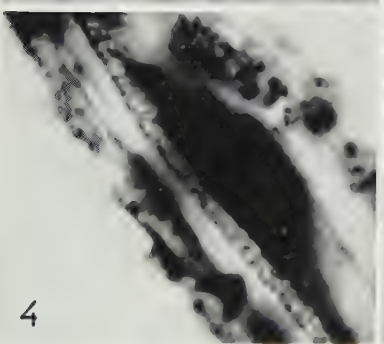


PLANCHE V.

PLANCHE VI.

LA PAROI DE LA ZOECIE ADULTE.

CELLULES EPITHELIALES. —

CELLULES DU RESEAU PARIETAL FRONTAL.

- 1 — Cellules épithéliales frontales. (Imprégnation argentique des limites cellulaires selon Calvet.)
2. — Cellules épithéliales basales. (Imprégnation argentique.)
3. — Grandes cellules épithéliales paires de la région sous-operculaire. (Imprégnation argentique.)
- 4 — Cellules épithéliales de la gaine tentaculaire. (Imprégnation argentique.)
5. — Cellule bipolaire du réseau pariétal frontal. (Coloration post-vitale au Bleu de Méthylène.)
6. — Cellule d'embranchement du réseau pariétal frontal. (Coloration post-vitale au Bleu de Méthylène.)
7. — Cellules glomérulaires à métachromasie mauve. (Coloration post-vitale au Bleu de Méthylène.)
8. — Cellule de réserves à inclusions lipidiques, réseau pariétal frontal. (Coloration post-vitale au Bleu de Méthylène.)

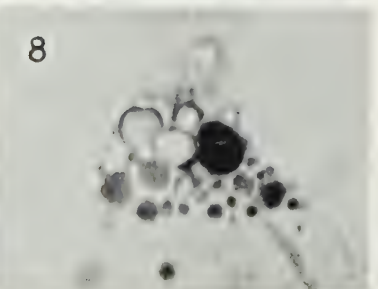
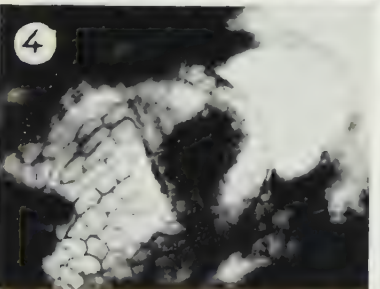
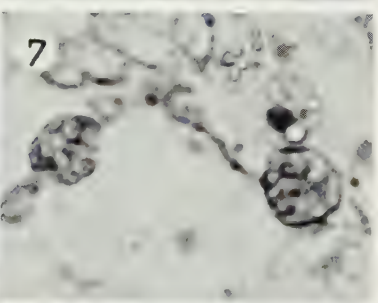
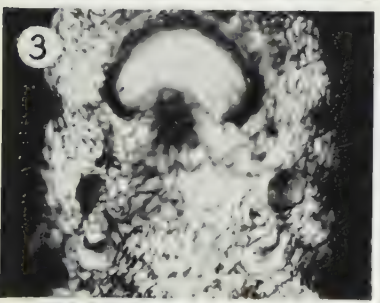
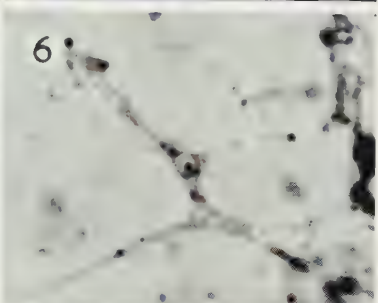
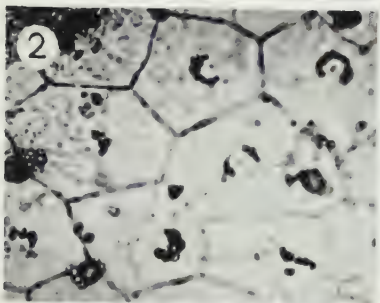
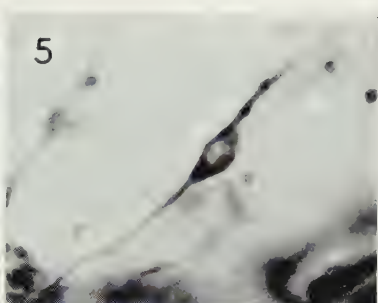
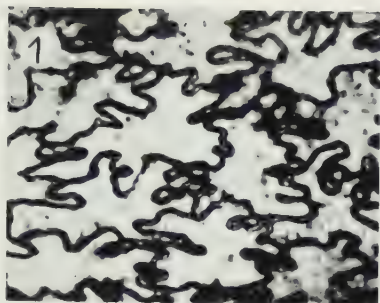


PLANCHE VI.

PLANCHE VII.

RESEAU PARIETAL FRONTAL DE LA ZOECIE ADULTE.
COMMUNICATIONS INTERZOECIALES

- 1 — Répartition des cellules métachromatiques du réseau pariétal frontal; région moyenne de l'area frontale. (Coloration au Bleu de Toluidine selon Lison, préparation in toto.)
2. — Disposition du réticule pariétal frontal dans la partie proximale d'une zoécie adulte. Connexion établie par ce réticule entre les muscles pariéto-vaginaux. (Coloration post-vitale au Bleu de Méthylène.)
3. — Coupe tangentielle de la cloison transversale au niveau des rosettes montrant la différence de structure des funicules de part et d'autre de la cloison. (Coloration trichromique de Prenant.)
- 4 — Cellules spéciales de la rosette vues en coupe tangentielle. (Coloration trichromique de Prenant.)



PLANCHE VII

PLANCHE VIII.

*SYSTEME FUNICULAIRE DE LA ZOECIE ADULTE.
DIVERTICULE PERITONEAL DU CAECUM.*

1. — Vue d'ensemble du système funiculaire : funicules, ramifications secondaires et canal périphérique. (Vu par la face basale. Coloration au Carmin acétique, préparation in toto.)
2. — Diverticule de l'enveloppe péritonéale du caecum. (Vu par la face basale. Photographié sur le vivant. Grossi environ 150 fois.)
3. — Coupe tangentielle du canal périphérique, branches transversales distale et oblique distale gauche. (Coloration trichromique de Prenant.)
4. — Coupe tangentielle du canal périphérique, branches oblique distale gauche et longitudinales. (Coloration trichromique de Prenant.)

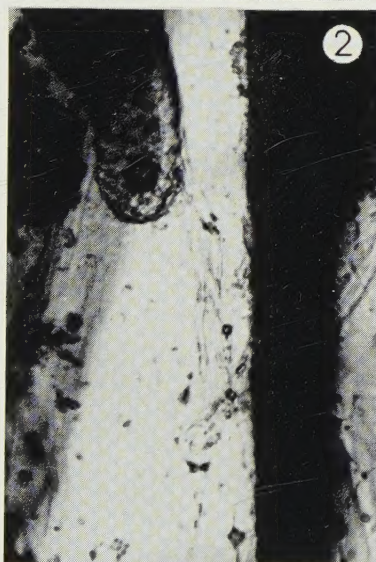
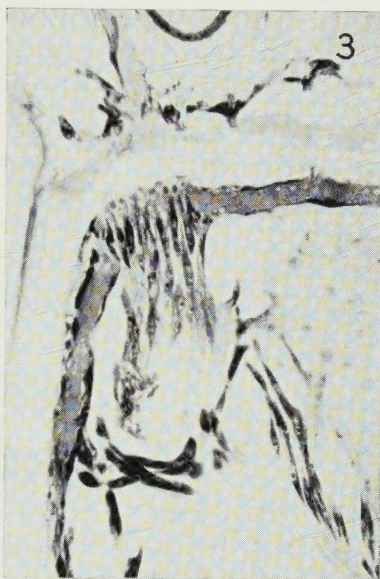


PLANCHE VIII,

DEUXIEME THESE

Propositions données par la Faculté

« DONNÉES RÉCENTES SUR LE COMPORTEMENT DES CÉPHALOPODES ».

Vu et approuvé :

Paris, le 18 avril 1961.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

J. PERES.

Vu

et Permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie

de Paris,

Jean SARRAILH.

DES PRESSES
IMPRIMERIE MEDICALE
ET SCIENTIFIQUE (S. A)
67, RUE DE L'ORIENT, 67
BRUXELLES 4.

Directeur : P Brizec
94, avenue de Broqueville
BRUXELLES 15